MECHANOREZEPTOREN AUF DEN VORDERFLÜGELN DER GRILLENMÄNNCHEN

UND IHRE BEDEUTUNG BEI DER STRIDULATION

Dissertation

der Fakultät Biologie

zur Erlangung des Doktorgrades

der Ludwig-Maximilian-Universität

München

vorgelegt von

Karl-Heinz Schäffner

aus Heidelberg

Seewiesen ~~1984~~

1985

UNIV.
LEIDEN
ST.

MECHANOREZEPTOREN AUF DEN VORDERFLÜGELN DER GRILLENMÄNNCHEN

UND IHRE BEDEUTUNG BEI DER STRIDULATION

Dissertation

der Fakultät Biologie

zur Erlangung des Doktorgrades

der Ludwig-Maximilian-Universität

München

vorgelegt von

Karl-Heinz Schäffner
aus Heidelberg

Seewiesen 1984

1. Gutachter: Prof.Dr. F.Huber

2. Gutachter: Prof.Dr. G.Neuweiler

Tag der mündlichen Prüfung: 29. Jan. 1985

Herrn Prof. Dr. F. Huber möchte ich für die Betreuung bei der Anfertigung dieser Arbeit herzlich danken, besonders für seine Diskussionsbereitschaft, seine hilfreichen Anregungen und Ermutigungen.

Den Herren Dr. U. Koch, Dr. C. Elliott, Dr. G. Kämper und Dr. T. Weber gilt mein Dank für sachkundigen Rat, ihre Hilfe und ihr Interesse am Fortgang meiner Arbeit, wie allen in Seewiesen, die durch Diskussion und apparative Unterstützung einen Beitrag geleistet haben.
Besonders danke ich Frau S. Schmaderer, die mit viel Geduld und Geschick Kobaltpräparate für mich hergestellt hat.

Bedanken möchte ich mich bei Frau G. de Kramer für die Durchsicht des Manuskriptes und ganz besonders bei Frau M. Ginsberg für ihre Hilfe bei der Ausarbeitung der Graphiken und ihren aktiven Beistand vor allem in der Endphase der Arbeit.

Die Max-Planck-Gesellschaft unterstützte mich durch ein Stipendium.

INHALTSVERZEICHNIS

1 EINLEITUNG - 1

2 VERSUCHSTIERE - 2

3 MORPHOLOGIE DER HAARFELDER UND DER CAMPANIFORMEN SENSILLEN - - - 3

3.1 Methoden - 3

Lichtmikroskopie
Raster-Elektronenmikroskopie
Transmissions-Elektronenmikroskopie
Morphometrie

3.2 Ergebnisse - 5

3.2.1 Äußere Morphologie der Vorderflügel - - - - - - - - - - - 5
3.2.2 Mechanosensorische Einrichtungen - - - - - - - - - - - - - 12
Flügelgelenksensorik
Postcubitale Haarfelder
Cubitale campaniforme Sensillen
3.2.3 Innervation des Vorderflügels - - - - - - - - - - - - - - 21

3.3 DISKUSSION - 26

4 FUNKTION DER POSTCUBITALEN HAARFELDER UND DER CUBITALEN CAMPANIFORMEN SENSILLEN - - - - - - - - - - 28

4.1 Funktion der postcubitalen Haarfelder - - - - - - - - - - - 28

4.2 Funktion der cubitalen campaniformen Sensillen (CCS) - - - 30

4.2.1 Einflüsse auf das zeitliche Muster des Lockgesangs - - - 31
4.2.1.1 Material und Methoden - - - - - - - - - - - - - - - 31
4.2.1.2 Ergebnisse - 36
Silbenausfälle
Verspausenverlängerung
Silbenintervallverkürzung
Verkürzung der Silbendauer

4.2.2 Flügelbewegung bei der Stridulation - - - - - - - - - - - 49
4.2.2.1 Methode - 49
4.2.2.2 Ergebnisse - 51

4.2.3 EMG-Registrierung während der Stridulation - - - - - - - 61
4.2.3.1 Methode - 61
4.2.3.2 Ergebnisse - 62

4.2.4 Frequenzanalyse - 64
4.2.4.1 Methode - 64
4.2.4.2 Ergebnisse - 65

4.2.5 Extrazelluläre Ableitung vom Cubitalnerven - - - - - - - 73
4.2.5.1 Methode - 73
4.2.5.2 Ergebnisse - 74

4.2.6 Gesänge und Flügelbewegungen von künstlich erzeugten Linksgeigern - - - - - - - 78
4.2.6.1 Flügelbewegungen beim Linksgeiger - - - - - - - - 79
4.2.6.2 Frequenzspektren von "Linksgeigern" - - - - - - 83

4.2.7 Phonotaxis auf Lockgesänge von intakten und operierten Tieren - - - - - - 86
4.2.7.1 Schallreizung - - - - - - - - - - - - - - - - - - - 86
4.2.7.2 Sequenzieller Test - - - - - - - - - - - - - - - - - 87
4.2.7.3 Wahltest - 92

5 DISKUSSION - 95

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554823_0095

1 EINLEITUNG

Insekten zeigen komplexe Verhaltensweisen, von denen viele in Form und Zeit ziemlich konstant ablaufen. Diese können auch unter Laborbedingungen beobachtet werden und werden von einer überschaubaren Zahl von Nervenzellen erzeugt (z.B. Flug, Laufen, Atmung, Stridulation). Daher sind Insekten für die Ziele der Neuroethologie, nämlich Verhaltensleistungen zu erklären, besonders geeignet.

Der Lockgesang des Grillenmännchens gilt als artspezifischer akustischer Auslöser, der dem Weibchen Information über Art und Ort des Sängers gibt und ihm den gerichteten Lauf zum Partner hin ermöglicht (Regen, 1913). Der Gesang wird nach Aufstellen der Vorderflügel erzeugt, wobei während der Einwärtsbewegung (Schließen) ein besonders geformter Teil des medialen Flügelrandes, die Schrillkante des einen Flügels, über die ventral mit Zähnen besetzte Postcubitalader, die Schrilleiste des anderen Flügels, streicht. Die Bewegung beider Flügel während des Singens, nämlich das periodische und alternierende lautlose Öffnen und das lauthafte Schließen, sind relativ formkonstant; daher gilt der Grillengesang als ein Musterbeispiel für eine Erbkoordination.

Lautäußerungen von Grillen sind sowohl neuronal als auch vom Verhalten her gut untersuchte Modellsysteme. Weitgehend bekannt sind die lauterzeugenden Strukturen (Stärk, 1958; Nocke, 1971), die beim Singen eingesetzten mesothorakalen Muskeln (Bentley & Kutsch, 1969; Kutsch, 1969; Innenmoser, 1974; Weber, 1974), einige Motoneuronen (Bentley, 1969 Elepfandt, 1975, 1980), sowie wenige, allerdings bisher nicht identifizierte Interneurone, (Bentley, 1969). Ein wesentliches Ergebnis von Eingriffen in die Singstrukturen, die Singmuskeln und die sie innervierenden Nerven war die Feststellung, daß die rhythmischen Flügelbewegungen während der Stridulation zentral programmiert werden (Bentley, 1969; Kutsch & Huber, 1970). Demgegenüber blieb die Bedeutung der auf dem Grillenflügel nachgewiesenen Sinnesorgane (Fudalewicz-Niemczyk & Rosciszewska, 1971) bis in die jüngste Zeit wenig verstanden. Selbst nach Ausschaltung des mesothorakalen Flügelstreckrezeptors und des in seiner Nachbarschaft liegenden Chordotonalorgans blieb der Singrhythmus ungestört (Möss, 1971). Auch durch zum Teil schwere Eingriffe in den Bewegungsapparat ist es nicht gelungen, das Gesangsmuster grundlegend zu ändern (Kutsch, 1969). Lediglich Informationen aus den postcubitalen mechanosensorischen Haarfeldern hatten Einfluß auf den Öffnungswinkel der Vorderflügel und damit einen gewissen

Effekt auf die Flügellage (Möss, 1971; Elliott et al., 1982; Elliott & Koch, 1983; Elliott, 1983b).

Es war das Ziel dieser Arbeit, zwei mechanosensorische Strukturen auf den Vorderflügeln der Grille morphologisch zu charakterisieren und die Rolle der cubitalen campaniformen Sensilllen während der Stridulation zu analysieren.

2 VERSUCHSTIERE

Für die strukturellen und funktionellen Untersuchungen wurden adulte Männchen der Arten Gryllus campestris L. und Gryllus bimaculatus DeGeer verwendet.
Gryllus campestris stammte aus Freilandfängen (Vorletztlarven aus Meran) oder aus F_1- Generationen aus der Zucht in Seewiesen. Bei G. bimaculatus wurden Nachkommen der dritten bzw. vierten Generation aus Freilandfängen aus Zypern verwendet.
Wegen des ausgeprägten Rivalenverhaltens von G. campestris wurden bereits männliche Larven des vorletzten Stadiums isoliert in Gläsern gehalten; die Männchen von G. bimaculatus lebten in Gruppen.
Alle Tiere erhielten Salat, Hunde- und Fischfutter ad libitum; der Boden ihrer Behälter war mit Torf bedeckt; die Photoperiode betrug 12:12h, die Temperatur 23 °C.
Für die funktionellen Untersuchungen wurden singfreudige Männchen ausgewählt, d.h. solche, die sich durch bloßes Bestreichen der Vorderflügel mit einem Pinsel zum Gesang stimulieren ließen. Sie sollten nach einem Vibrationsreiz den Lockgesang nur für kurze Zeit einstellen bzw. ihren Unterschlupf mit Rivalengesang verteidigen.

3 MORPHOLOGIE DER HAARFELDER UND DER CAMPANIFORMEN SENSILLEN

3.1 Methoden

Lichtmikroskopie (LM): Zur Übersicht wurden Totalpräparate durch Einschluß ganzer an der Flügelbasis abgeschnittener Vorderflügel in Phytohistol (Fa. Roth) oder Kanadabalsam (Fa. Merck) hergestellt. Anhand von Querschnitten (2-5µ Dicke, in 1 %iger wässriger Phenylendiaminlösung kontrastiert) konnten die kutikulären und die inneren Strukturen der Flügeladern studiert werden. Da Fluoreszenzfarbstoffe infolge der zum Teil hohen Autofluoreszenz der Flügeladern ausschieden, wurden die Flügelnerven mit Kobaltsalzen markiert. Zur Darstellung von zentralen Projektionen aus dem Flügel wurde der Cubitalnerv des rechten Vorderflügels am Fuße der Schrilleiste von ventral freipräpariert, möglichst weit proximal abgeschnitten, um die Laufstrecke für die Kobaltionen zu verringern, und in eine mit einer 3 %igen Kobaltchloridlösung gefüllte Vaselinewanne gelegt (vgl. auch Elliott, 1983b). Eine ca. 48 stündige Penetration lieferte die besten Ergebnisse. Anschließend wurde das Mesothorakalganglion entnommen, in Bouin´scher Lösung fixiert und nach Bacon und Altman (1977) intensiviert.

Raster-Elektronenmikroskopie (REM): Ältere, insbesondere auf Torf gehaltene Tiere zeigten häufig stark verschmutzte Flügel. Daher wurden REM-Untersuchungen an Tieren durchgeführt, die kurz vor oder während der Adulthäutung in saubere Glasgefäße gesetzt worden waren. Sobald die Vorderflügel ausgehärtet waren, wurden diese ganz - oder Teile davon - auf Aluminium-Probentellern mit doppelseitiger Klebefolie oder Leit C (Fa. Neubauer), luftgetrocknet und schließlich mit Gold bedampft. Einige Präparate wurden (siehe TEM-Untersuchungen) in Glutaraldehyd fixiert, entwässert, in Amylacetat als Zwischenmedium mit CO_2 critical-point-getrocknet. Da sich diese Präparate nicht von den luftgetrockneten unterschieden, können Trocknungsartefakte ausgeschlossen werden. Anschließend wurden die Proben mit einem Zeiss Novascan 30 bei 15 kV betrachtet und photographiert.

Transmissions-Elektronenmikroskopie (TEM): Zur besseren Orientierung wurden Flügelteile (ca. 2 mm²) in einer charakteristischen Form aus dem Flügel geschnitten und die Lage dieser Teile in einem Flügelschema festgehalten. Vor der Fixierung wurden die schwer benetzbaren Gewebeproben kurz in eine wässrige Detergenzlösung getaucht oder in der Fixierlösung

vorsichtig evakuiert.
Der Flügelnerv wurde bis zum Gelenk soweit als möglich freipräpariert und in einer mit Silicon ausgegossenen Petrischale festgesteckt. In dieser Lage wurde er in 5% igem Cacodylat-gepuffertem Glutaraldehyd (0,2 M; pH 7,35) fixiert, zunächst 15 min bei Raumtemperatur und anschließend für 3-4 Stunden bei 4 °C . Bei einem Teil der Präparate wurde das Fixiergemisch zusätzlich mit 1% Tannin versetzt (Keil, 1978). Nach dem Waschen im gleichen Puffer wurde für 1-2 h in 1 %iger gepufferter Osmiumtetroxidlösung nachfixiert und nach einer Blockkontrastierung (Locke et al., 1971) stufenweise in Alkohol dehydriert und in Epon/Araldit (Mollenauer, 1964) oder Spurr (Spurr, 1969) eingebettet.
Auf einem Ultramikrotom (Reichert, OM U3) wurden mit einem Diamantmesser Dünnschnitte hergestellt und auf mit Formvar befilmte Langlochgrids aufgezogen. Die zum Teil mit Bleicitrat nachkontrastierten Schnitte wurden mit einem Zeiss EM 10 betrachtet und photographiert.

Morphometrie: Auf einem Digitalisierungstablett (Summagraphics, Fairfield Conn, USA; 51 x 51 cm; Auflösung: 100 Punkte pro cm) wurden Flächen von Flügelteilen, Axondurchmesser und andere Abstände anhand von elektronenmikroskopischen Aufnahmen (REM und TEM; 10.000 - 20.000 fach vergr.) ermittelt.

3.2 Ergebnisse

3.2.1 Äußere Morphologie der Vorderflügel

Äderung: Adulte Grillenmännchen und Grillenweibchen zeigen einen Flügeldimorphismus (Abb.1), an dem die Geschlechter leicht unterschieden werden können. Der männliche Vorderflügel ist etwas breiter und kräftiger gebaut als der des Weibchens; nur er trägt die lauterzeugenden Strukturen: Schrillkante und Schrilleiste mit den anschließenden Resonanzflächen (Harfe und Spiegelzelle; Abb. 1).
Man erkennt sehr gut den Aderverlauf und die Unterschiede in der Flügeldicke. Im Durchlicht erscheinen die dünnen, lichtdurchlässigen Flügelteile als dunkel (Spiegelzelle, Harfe), die stark chitinisierten, dicken oder pigmentierten Stellen als hell, beispielsweise im Flügelgelenkbereich oder am Fuße der Schrilleiste.

Die Flügeladern werden von verschiedenen Autoren unterschiedlich benannt: Die Schrilleiste wird von Rakshpal (1960) als Analader 1 bezeichnet; Möss (1971) nennt sie Subcosta und spricht von subcostalem Haarfeld.
Hier übernehme ich die Bezeichnung von Ragge (1955), der ausführlich die Flügeläderung der Ortoptheren beschreibt, wobei er die Ontogenie der Flügeltracheen berücksichtigt.
Die Flügellängsadern von lateral nach medial sind (vgl. Abb. 2):
Costa (C), Subcosta (SC), Radius (R), Media (M), Cubitalader 1 (Cu 1), Cubitalader 2 (Cu 2 = Postcubitus), Analader 1, 2 und 3 (A 1, A 2, A 3).

Die Cu 2 und die beiden Analadern A 1 und A 2 vereinigen sich am Ende der Schrillzähne (Knoten Abb. 1), trennen sich wieder und bilden die apikalen Rippen, die nahe am Flügelrand medial zur Harfe liegen.

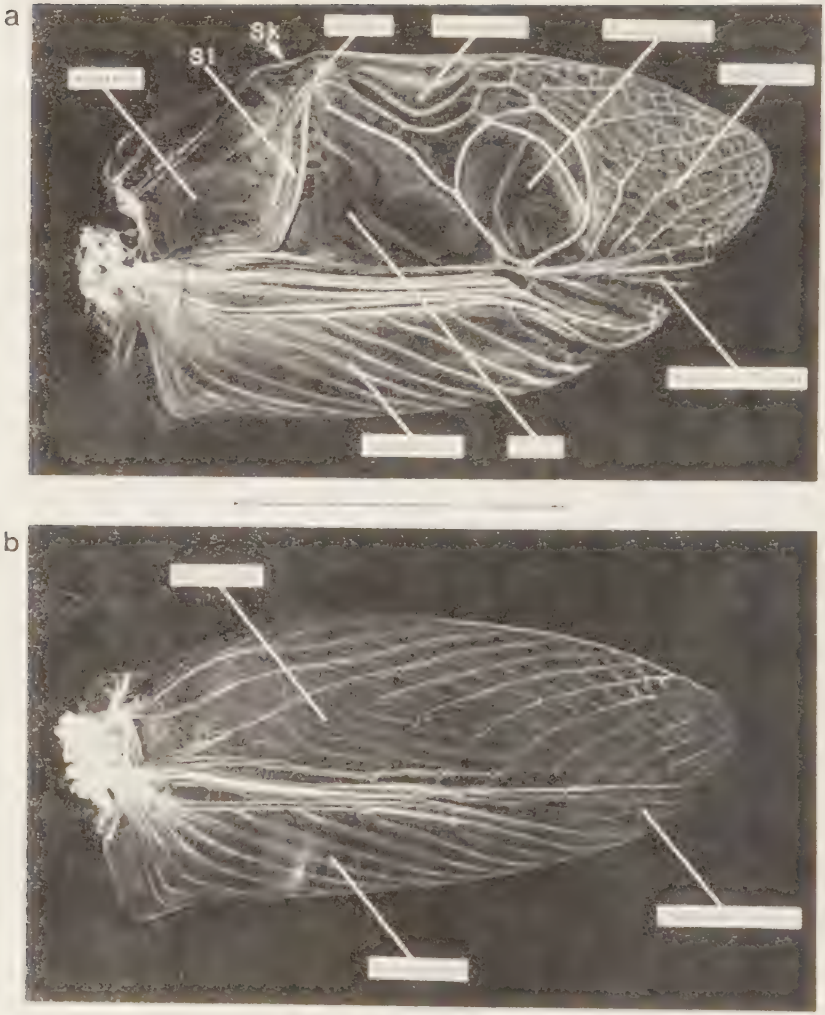

Abb. 1
Photogramm der rechten Vorderflügel von Gryllus bimaculatus
a Vorderflügel eines Männchens; b Vorderflügel eines Weibchens
natives Präparat, einige Stunden nach der Reifehäutung; Maßstab 1cm
Sl: Schrilleiste; Sk: Schrillkante

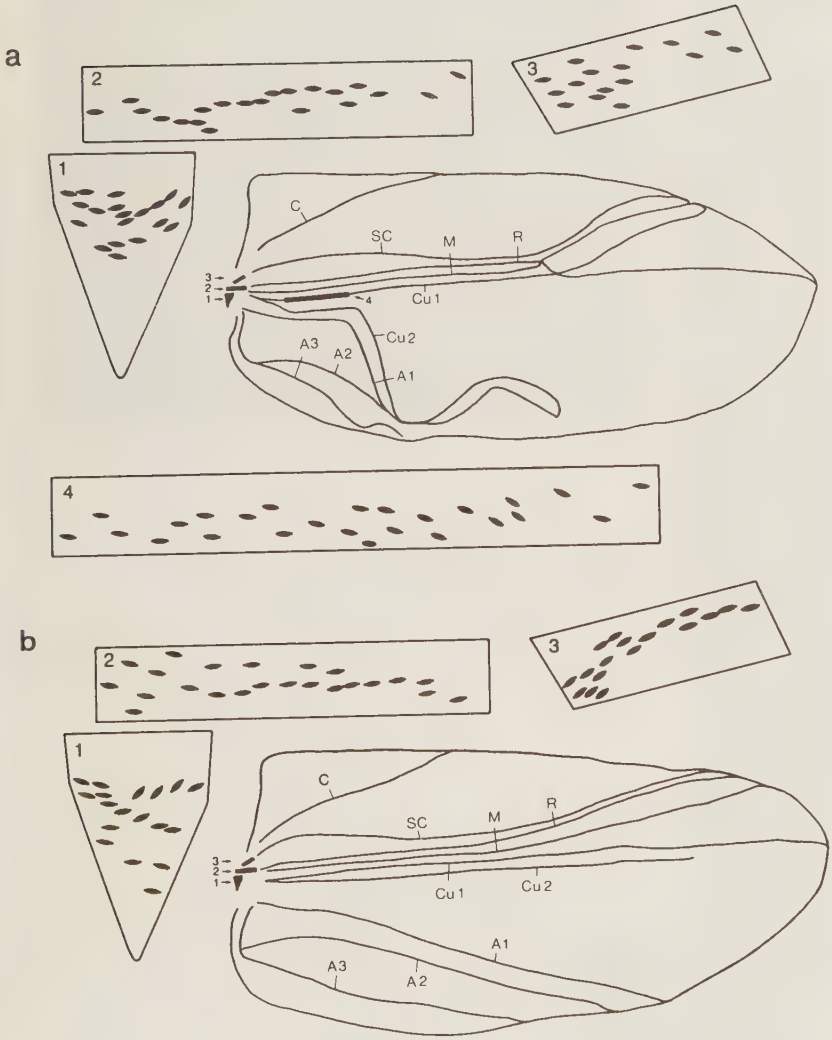

Abb. 2
Schematische Darstellung der Flügeladern und der Felder von Sinneskuppeln
a Vorderflügel eines Männchens; b Vorderflügel eines Weibchens
Feld 1: Sinneskuppeln auf der Analwurzelplatte, dorsal
Feld 2: Sinneskuppeln auf dem gelenknahen Teil der Radialader, dorsal
Feld 3: Sinneskuppeln auf dem gelenknahen Teil der Subcostalader, ventral
Feld 4: Sinneskuppeln auf der Cubitalader, ventral
Flügeladern: Costa **C**, Subcosta **Sc**, Radius **R**, Media **M**, Cubitalader 1 **Cu 1**, Cubitalader 2 (**Cu 2** = Postcubitus), Analader 1, 2 und 3 **A1**, **A2**, **A3**.
: Position und Ausrichtung einer Sinneskuppel

Feinstruktur der Schrilleiste: Wie in Abb. 1 erkennbar, gabelt sich nahe der Flügelbasis die Cubitalader in Cu 1 und Cu 2.
Beim Männchen ist die Cu 2 zur Schrilleiste umgebildet und zieht um 90° gebogen nach medial; die Cu 1 verläuft geradlinig weiter im Knick zwischen Lateral- und Dorsalfeld. Sie bildet schließlich mit ihren Ausläufern die Spiegelzelle. Die Cubitalader wird daher auch von Brunner von Wattenwyl (1882) als Vena dividens bezeichnet.

Die Schrillzähne (Abb. 3) sind ventral entlang des latero-medial verlaufenden Abschnitts der Cu 2 in Reihe angeordnet und bis zu 45° zum Flügelrand hin geneigt. Ihre Anzahl variiert zwischen den Grillenarten und bei Tettigoniden auch zwischen dem rechten und dem linken Flügel (vgl. Stärk, 1958; und Tab. 2). Allerdings sind die Unterschiede in der Zahl der Schrillzähne zwischen G. campestris und G. bimaculatus nicht signifikant (vgl. Stärk, 1958).

Der Abstand der ersten ca. 50 Schrillzähne nimmt von medial nach lateral (also von innen nach außen) kontinuierlich zu (vgl. Abb. 3 c).
Anfänglich stehen die Zähne durchschnittlich 20µ, später ca. 35µ- 40µ auseinander. Trägt man den Zahnabstand gegen die Zahnnummer auf, so erhält man eine Kurve mit fast linearem Anstieg (Abb. 3 c).

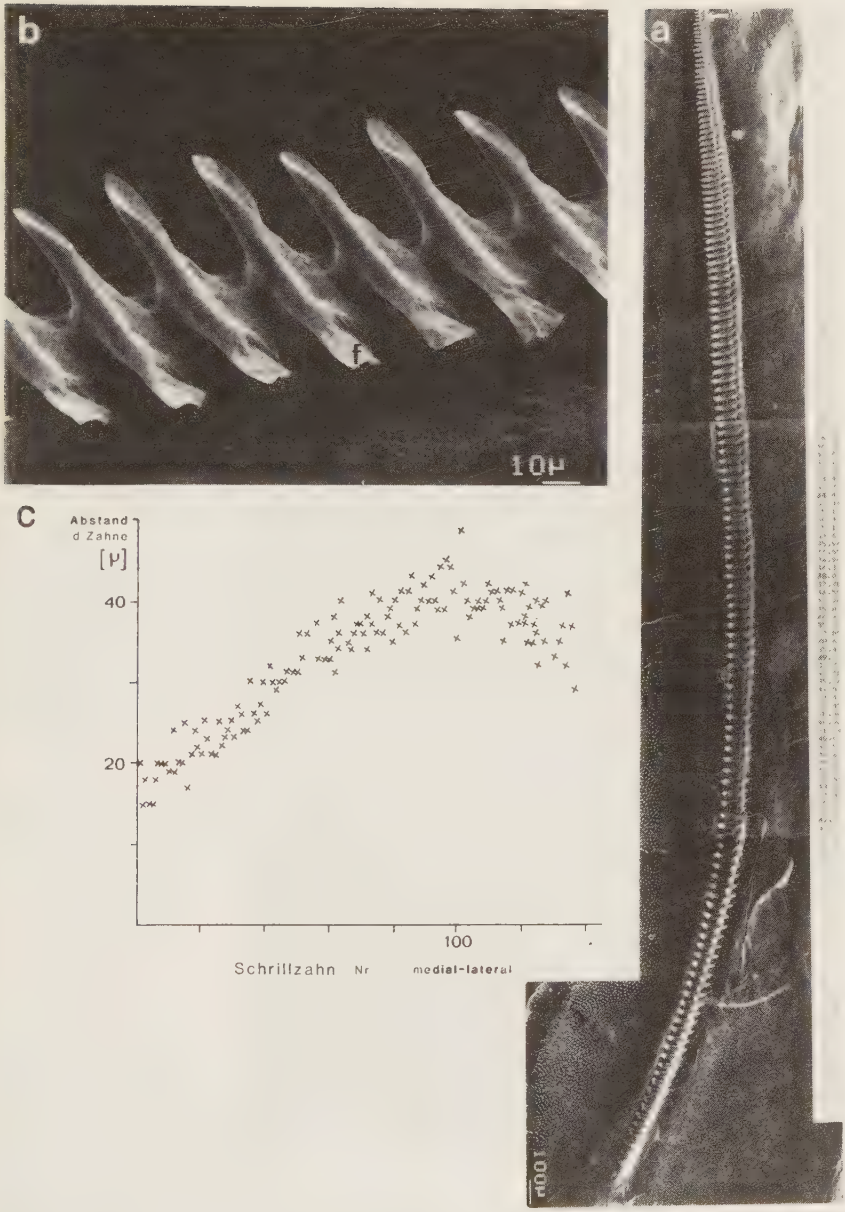

Abb. 3
Schrilleiste von Gryllus campestris
a Übersicht, Schrilleiste auf dem rechten Vorderflügel
b Ausschnitt; c Abstände der Schrillzähne in µm gegen die Zahnnummer von medial nach lateral aufgetragen; f membranöse Fortsätze der Schrillzähne

Querschnitte durch die Cubitalader (Abb. 4), aber auch durch andere Flügelbereiche, zeigen eine unterschiedliche Dicke der Kutikula zwischen dorsal und ventral, wobei die Dickenzunahme im dorsalen Bereich besonders die Exokutikula, aber auch die äußeren Schichten der Endokutikula betrifft. Diese Asymmetrie in den Flügeldecken könnte die Biomechanik des Singvorgangs beeinflussen und eine Scherung der ventralen Kutikula begünstigen, da die Kräfte bei der Schrillkante-Schrillzahninteraktion über die ventrale Flügelfläche aufgenommen werden.
In der Nähe von Adern sind die beiden Flügeldecken gelegentlich durch senkrecht verlaufende Chitinbrücken miteinander verbunden.

Flügelgelenk: Das Flügelgelenk ist aus vielen Gelenkstücken unterschiedlicher Herkunft gebaut. Es besteht aus Pleural-, Mittel- und Analgelenk mit den jeweiligen Gelenkköpfen und Gelenkplatten, die durch ein häutiges Flügelligament verbunden sind.
Das Mittelgelenkstück (Axillare 2) trägt ventral die Pleuralgelenkpfanne und bildet den Hauptdrehpunkt des Flügels (Voss, 1905). Als Gegenlager für die Axillaren dienen der vordere und hintere Tergalhebel, die Teile des Scutums darstellen. Die einzelnen, verschieden stark pigmentierten und chitinisierten Gelenkplatten sind zueinander verdreht und ineinander geschachtelt. Sie sind durch hochelastische Strukturen verbunden.

Bei Totalpräparaten konnte hier, wie im Flügelgelenk von Locusta (Neville, 1975), deutlich eine Autofluoreszenz bei 420 nm (bei 300-350 nm Anregung) beobachtet werden, was auf Resilin hindeutet.

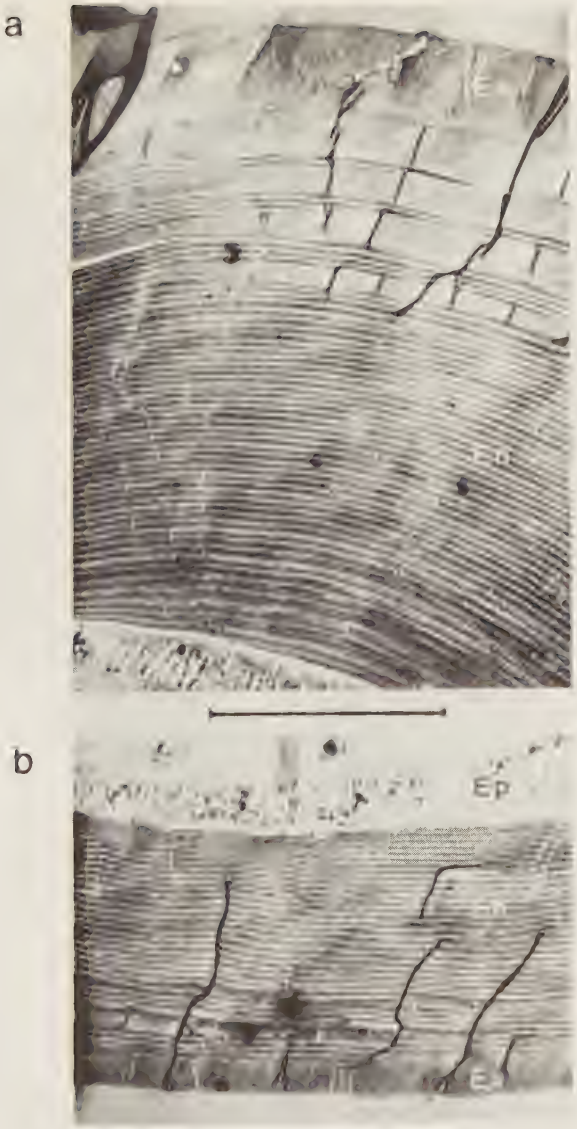

Abb. 4
Querschnitt durch die Cubitalader; Gryllus campestris
a dorsal, b ventral
3 Wochen altes Tier; Ex Exokutikula; En Endokutikula; Maßstab 20µm

3.2.2 Mechanosensorische Einrichtungen

Chordotonalorgan und Flügelstreckrezeptor im Inneren (Möss, 1971; Fudalewicz-Niemczyk & Rosciszewska, 1971), Haarsensillen auf den Tegulae und drei Felder von campaniformen Sensillen außen bilden die wesentliche Ausrüstung der Flügelgelenksensorik (vgl. Abb. 2; Abb. 5; Tab. 1). Eigene Befunde über die räumliche Verteilung und Orientierung der Sinneskuppeln und Sinneshaare nahe dem Flügelgelenk und auf dem Flügel anhand von REM-Untersuchungen sind in Abb. 2 dargestellt.

Tab. 1

Mechanosensitive Felder auf dem Vorderflügel von G. campestris nach REM-Auszählung

Felder von :	Anzahl ♂	Anzahl ♀	
Sinneskuppeln			
1 Analwurzelplatte dorsal	19	18	(ca.22)
2 Radialader dorsal	21	23	(ca.20)
3 Subcostalader ventral	17	18	(ca.20)
4 Cubitalader ventral	11-15	keine	
Sinneshaaren			
5 dorsal postcubital	42-87	keine	
6 ventral postcubital	54-62	keine	

1, 2 und 3 stimmen in Anzahl und Lage mit den von Fudalewicz-Niemczyk & Rosciszewska (1971) beschriebenen Feldern überein (Zahlen in Klammern).

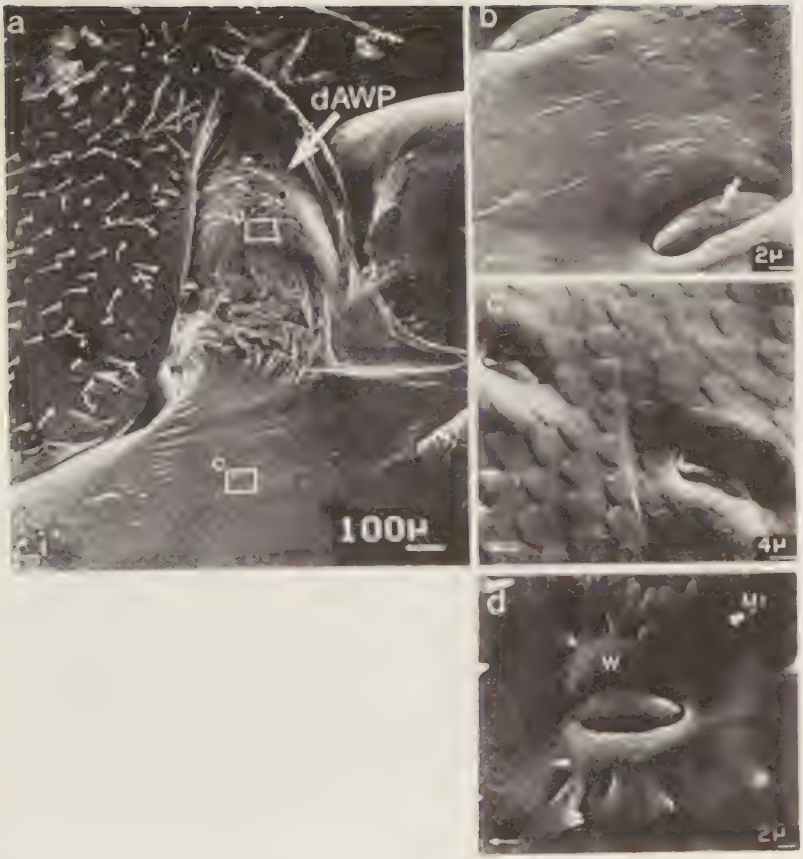

Abb. 5
Mechanorezeptoren im Flügelgelenkbereich; REM-Aufnahmen
a Blick auf das rechte Flügelgelenk von G. bimaculatus
dAWP: dorsale Analwurzelplatte = Vermittlungsplatte der Analwurzel, Voss (1905); kleiner Pfeil jeweils links unten zeigt apikal
b Sinneskuppeln aus der Gruppe der dAWP (vgl. Abb. 2; Inset 1)
Pfeil: Häutungsporus
c Sinneskuppeln aus der Gruppe der gelenknahen, dorsalen, radialen Sensillen (vgl. Abb. 2; Inset 2)
d Sinneskuppeln aus der Gruppe der gelenknahen, ventralen subcostalen Sensillen (vgl. Abb. 2; Inset 3)

Besonderes Interesse galt jenen sensorischen Einrichtungen, die nur auf dem männlichen Vorderflügel vorkommen: die postcubitalen Haarfelder und die cubitalen campaniformen Sensillen. Andere Sinneshaare z.B. entlang der Längs- und Queradern, oder auch die oben erwähnte Gelenksensorik kommen bei beiden Geschlechtern vor. Gemeinsam sind auch mittelgroße Haare zwischen den Adern (oft mehr als 200 Haare pro mm^2) sowie nicht innervierte Mikrotrichia (nur auf der Flügelunterseite), die z.T. sehr dicht gepackt sind (8000 - 9000 pro mm^2).

Will man bei der Untersuchung der Flügelsensorik über eine beschreibende Anatomie hinausgehen und Aussagen über die Funktion machen, so scheint es wichtig, sich zunächst auf geschlechtsspezifische Sinnesorgane zu konzentrieren.

Postcubitale Haarfelder: Abb. 6 zeigt die Lage der Haarfelder, die bereits von Goureau (1837) als Bürsten bezeichnet worden sind. Sie liegen sowohl dorsal als auch ventral auf einer exponierten, leicht kissenförmigen Stelle von ca. 0,1 bis 0,2 mm^2 und stehen damit etwas dichter als die vorher erwähnten kleineren Haare (300 $\pm$ 30 pro mm^2; n=4).

Medial ist jedes Haarfeld durch eine konvexe Ausbuchtung des Flügels begrenzt; die postcubitalen Haarfelder haben etwa die Form eines gleichschenkligen Dreiecks von 600 µm Kantenlänge.
Allerdings gibt es auch Ausläufer, ca. ein Dutzend, die sowohl dorsal wie auch ventral bis zu einem Drittel in den apikalen Bereich der Schrillkante hinein reichen (Abb. 6 b).

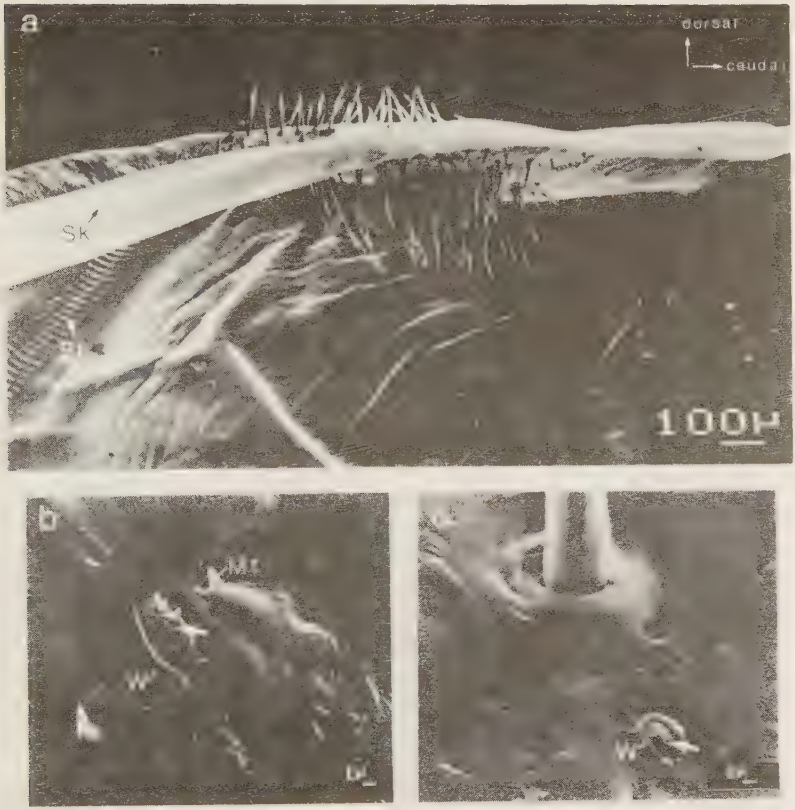

Abb.6
Blick auf den medialen Rand eines rechten Vorderflügels von C. campestris L.
Sl: Schrilleiste; Sk: Schrillkante
b Sinneskuppel auf dem ventralen Haarfeld; man sieht zwei der nur ventral vorkommenden Mikrotrichia (Mt)
c dorsales Sinneshaar und Sinneskuppel im Bereich der Schrillkante; Wulst (W)

Die Haare stehen ziemlich regelmäßig 50-60 µm auseinander, was sich in der Aufsicht bei entfernten Haarschäften als eine annähernde Gleichverteilung von Löchern der Haarbecher zeigt. Sie reichen dicht an den Flügelrand und beginnen lateral ca. 400µ von dem letzten medialen Zahn der Schrilleiste Cu 2 entfernt. Der Neigungswinkel der dorsalen und medialen Sinnesborsten liegt zwischen 30° und 45°,so daß ihr Haarschaft mit der Spitze zum apikalen Lateralfeld, in Richtung Spiegelzelle oder distales Ende der Harfe zeigt (vgl. Abb. 1).
Die Mechanorezeptoren des dorsalen Feldes liegen der Schrillkante näher. Ihre Schäfte sind ca. 120 µm lang und haben an der Basis einen Durchmesser von 6-8 µm. Die ventralen Sinneshaare sind oft von mehr als doppelter Länge (250 µm) und auch an der Basis dicker (6 - 11 µm). Der Haarschaft der cubitalen Mechanorezeptoren zeigt eine gerippte Strukur und sitzt in einer sehr deutlich ausgeprägten becherförmigen Einsenkung, die ebenfalls zur Spiegelzellle geneigt ist. Der Häutungsporus ist gerichtet und zeigt zur Schrilleiste hin.
Vereinzelt findet man zwischen den Haaren auf dem ventralen und dorsalen Haarfeld auch freie, einzelne campaniforme Sensillen (zwischen 3 und 7 Stück) (Abb. 6 b und c).

Abb. 7 zeigt Ausschnitte aus Schnittserien von TEM-Aufnahmen von einem der genannten Sinneshaare, die sich als typische Mechanorezeptoren ausweisen (Keil & Steinbrecht, 1984).
Der äußere Dendrit ist von einer Dendritenscheide umgeben, erkennbar an dem elektronendichteren Material. Es schließen sich die Hüllzellen an: thecogene, trichogene und tormogene Zelle. Am distalen Ende des Dendrits liegt oberflächennah in der Höhe der Aufhängefasern der Tubularkörper (Abb. 7; TK). Dieser verjüngt sich nach oben hin glockenförmig. An der Basis ist der TK ca. 1 µm dick und ca. 3 µm lang. Er ist, wie aus einer Schnittserie (12 Aufnahmen) zu erkennen ist, mehr oder weniger rund. Ebenso wie der TK verjüngt sich der Dendrit nach oben etwa auf ein Drittel seines proximalen Durchmessers. Auffallend sind sowohl die ausgeprägten Fahnen von Aufhängefasern (elastisches Element) als auch das Fehlen von kutikulärem Material in unmittelbarer Nachbarschaft des TK, d.h. eines Gegenlagers, gegen das der TK geschert oder in anderer Weise verformt werden könnte. Es sei noch erwähnt, daß jedes Sinneshaar nur eine Sinneszelle aufweist.

Abb. 7
Mechanorezeptor auf dem postcubitalen Haarfeld
a Längsschnitt (Inset: Becher eines MR; Haarschaft entfernt)
b und c Querschnitte; etwa in Höhe der weißen Pfeile in Abb. 7 a
Hs Haarschaft; Af Aufhängefasern; Tk Tubularkörper; Ds Dendritenaußenglied
Ds Dendritenscheide; Gm Gelenkmembran; Rl Rezeptorlymphraum;
Hk Häutungskanal; Hz Hüllzellen; Ex, En Exo- und Endokutikula

Cubitale campaniforme Sensillen (CCS): Ein interessantes, noch nicht beschriebenes Feld von Sinneskuppeln liegt ventral auf der Cubitalader 1 (Abb. 2a; Inset 4).

Die Anzahl dieser cubitalen campaniformen Sensillen (CCS) am Fuße der Schrilleiste schwankt zwischen 11 und 15 bei G. campestris und zwischen 12 und 27 bei G. bimaculatus.
Wie die campaniformen Sensillen am Flügelgelenk sind auch die CCS meist stark elliptisch und stehen mit ihrer langen Achse (8-11 µm) parallel zum Verlauf der Cubitalader. Die kurze Achse mißt 4-5 µm. Die Sinneskuppeln auf der Cubitalader sind von einem deutlich ausgeprägten Wulst umgeben, der nach anterior eine Einkerbung aufweist. Zentral auf der Kuppel oder leicht nach anterior versetzt befindet sich der Häutungsporus. TEM-Untersuchungen von diesen campaniformen Sensillen liegen noch nicht vor. Die Daten stimmen recht gut mit den aus der Literatur bekannten biometrischen Messungen überein (Stärk, 1958; Stern Tab. 2). Eine leichte Bevorzugung in Größe des Vorderflügels und Anzahl der Schrillzähne des rechten (bei G.campestris u. G. bimaculatus) oder des linken Flügels (Acheta domesticus) ist auch aus ihren Daten zu ersehen. Die hier ausgezählten sensorischen Strukturen zeigen die gleiche Tendenz. Dennoch sind die Unterschiede zwischen rechtem und linkem Flügel bei den untersuchten Grylliden nach Stärk (1958) nicht signifikant.
Lediglich bei den hier untersuchten Waldgrillen und bei den Tettigoniiden ist die Reduktion des linken Flügels deutlich, was sich auch in einer Verminderung der Mechanorezeptoren zeigt.

Bei allen untersuchten Grillenarten und auch bei Tettigoniiden, die keine postcubitalen Haarfelder besitzen, findet man cubitale campaniforme Sensillen (CCS)(Tab. 2; Spalte 3). Einige Beispiele zeigt Abb. 8; zum Teil sind die CCS, wie bei Nemobius sylvestris, besonders bizarr gestaltet. (Abb. 8 g).

Tab. 2

Art	①	②	③
	l : r	l : r	l : r
* Gryllus campestris	134:158	42:50	11:13
"	150:164	59:52	12:14
"	145:161	83:87	15:14
* Gryllus bimaculatus	117:118	45:44	22:15
"	115:141	47:47	12:13
"	147:119	51:49	13:12
"	- :105	- -	27:12
* Acheta domesticus	212:212	36:36	17:16
"	203:194	41:40	18:18
"	241:229	43:40	25:19
"	246:206	22:21	-:13
Gryllus firmus	210:180	43:35	15:12
Gryllus ovisopsis	136:117	61:70	10: 9
Teleogryllus commodus	203:173	45:39	15:20
	191:189	46:43	-:-
Nemobius sylvestris	40:74	4:10	3:3
"	37:79	5:7	3:4
"	31:79	3:7	4:4
"	39:76	5:11	3:3
Pichnonemobius spec.	71:114	0:5	9:13
Phyllopalpus pulchellus	0:55	5:4	10:9
"	0:70	0:4	8:7
Gryllotalpa gryllotalpa	90:93	5:8	15:15 SC
"	NS 35:44		
* Tettigonia cantans	94:100	keine	29:23
* Pholidoptera griseo-aptera	59:98	keine	14:13

① Anzahl der Schrillzähne;

② der postcubitalen Sinneshaare;

③ der cubitalen Sinneskuppeln; NS Nebenschrillader; SC Subcosta

l linker, r rechter Flügel

Abb. 8
Sinneskuppeln auf der Cubitalader verschiedener Grillenarten

a Gryllus bimaculatus
b Gryllus campestris
c Gryllus firmus
d Acheta domesticus
e Gryllus ovisopsis
f Gryllotalpa gryllotalpa
g Nemobius sylvestris
h Pichonemobius spec.
i Phyllopalpus pulchellus

Pfeil: Häutungsporus; W Wulst; K Kuppel;

3.2.3 Innervation des Vorderflügels

Bevor der Nerv N1c (Campbell, 1961) in die Flügelbasis eintritt, teilt er sich in drei Äste (vgl. auch Kutsch & Huber, 1970; Fudalewicz-Niemczyk & Rosciszewska 1971): Der costo-subcostale Ast projiziert auf das Lateralfeld. Der cubito-medio-radiale Ast innerviert Sinnesorgane im Übergangsbereich zwischen Dorsal- und Lateralfeld und der dritte Ast zieht auf das Analfeld.
Vom costo-subcostalen Ast zweigt ein kleiner Nerv mit 83 Fasern zur Tegula ab (vgl. Abb. 9).

Alle drei in die Flügelbasis eintretenden Nervenäste haben jeweils ca. 3000 Fasern (vgl. Abb. 9). Da es sich auschließlich um sensorische Fasern handelt, muß der Vorderflügel des Grillenmännchens ca. 9000 Sinneszellen tragen.

Trotz zahlreicher Versuche ist es bisher nicht gelungen, den Verlauf der sensorischen Fasern bis hin zu den Sinneszellkörpern darzustellen (Kobalt- und Methylenblaumarkierung). Besonders die Darstellung einzelner campaniformer Sensillen durch Applikation und Aufnahme von Kobaltionen über den Zentralporus (Heußlein & Gnatzy, 1984) war von besonderem Interesse. Versuche an mehr als 50 Tieren lieferten keine Ergebnisse. Leist (1975) konnte mit der Kobaltmethode und zusätzlicher Strominjektion ebenfalls nur Abschnitte der Flügelinnervation von G. campestris darstellen, so daß wir z.Zt. noch immer auf die relativ vollständigen Methylenblau-Färbungen von Fudalewicz-Niemczyk und Rosciszewska (1971) verweisen müssen.
Danach laufen die Nervenverzweigungen im Flügel entlang der Längsader. Abb. 10 zeigt einen Querschnitt durch die Cubitalader. Wie Querschnitte durch alle großen Flügeladern zieht der Nerv jeweils dicht unter der dorsalen Kutikula.

Abb. 9
Aufzweigung des Flügelnerven Nlc beim Eintritt in die Flügelbasis
(G. bimaculatus; wenige Stunden nach der Reifehäutung)

a	costo-subcostaler Ast;	Anzahl der Axone = 3344
b	analer Ast;	Anzahl der Axone = 2665
c	radio-medio-cubitaler Ast;	Anzahl der Axone = 2825
d	Abzweigung zur Tegula;	Anzahl der Axone = 83
		insgesamt 8917

Abb. 10
Querschnitte durch den Cubitalnerv; (nach) Pfeil gibt die Schnittposition an
a im Bereich der cubitalen campaniformen Sensillen; Anzahl der Axone = 112
b distal, zwischen 2. und 3. "Saite" der Harfe; Anzahl der Axone = 87
Ku Kutikula; Ep Epidermis

Zentrale Projektionen von Efferenzen ins mesothorakale Ganglion

Die Projektionen des Flügelnervs Nlc ins Mesothorakalganglion sind in Abb. 11 a zu sehen. Ventrale Verzweigungen sind durch punktierte, helle Bereiche, nach dorsal ziehende Verzweigungen sind mit durchgezogenen Linien und schwarzen Gebieten gekennzeichnet.
Diese Zeichnung wurde nach Präparaten angefertigt, die mir freundlicherweise Herr Dr. Elliott zur Verfügung stellte.
Ca. 100 µm vom Eintritt des Nlc ins Mesothoraklganglion entfernt zweigt eine kleine Gruppe von Fasern nach lateral in den Bereich des Beinnervs ab. Dieser immer noch ventral laufende Ast gabelt sich erneut und sendet weiterhin ventral einen rückführenden Ast in den medialen Teil des Ganglions, während der laterale Zweig nach dorsal zieht (vgl. Abb. 1c).
Die Mehrheit der Fasern aus dem Nlc ziehen in ein großes ventrales Gebiet, das in Analogie zum Schabenganglion VAC (ventral association centre, Tyrer & Gregory, 1982) genannt wird, obwohl bei der Grille über dessen Funktion nichts ausgesagt werden kann.
Ausschließlich in dieses Gebiet ziehen die Fasern der postcubitalen Haarfelder (vgl. Elliott, 1983).
Vom ventralen Verzwei- gungsgebiet steigt ein Bündel von Fasern, dem T-tract (Tyrer & Gregory, 1982) folgend, steil auf und verläuft dorsal bis auf die Höhe des Mediannervs. Ein anderes Faserbündel zieht vom ventralen Verzweigungsgebiet auf dieser Höhe weiter nach posterior und bildet schließlich mit den dorsalen Ausläufern eine Ringstruktur.
In einigen Präparaten ist eine Projektion bis ins Metathorakalganglion hinein zu verfolgen (vgl. Leist, 1975).

Wird der Cubitalnerv mit Kobalt vom Flügel nach zentral gefärbt, lassen sich die Projektionen über den Flügelnerven ins Mesothorakalganglion verfolgen wie Abb. 11c zeigt. Auch hier gibt es, wie bei den postcubitalen Sinneshaarfeldern (vgl. Elliott, 1983b), Verzweigungen im ventralen anterioren Bereich. Daneben allerdings sind dem T-tract folgend nach dorsal und posterior ziehende Fasern zu beobachten.
Sie enden ungefähr im Bereich des Mediannervs und liegen damit in dem Gebiet, wohin auch Motoneurone des kontralateralen Pleural-Flügelmuskels M85, dessen Funktion später erläutert wird, projizieren (Abb. 11 d).

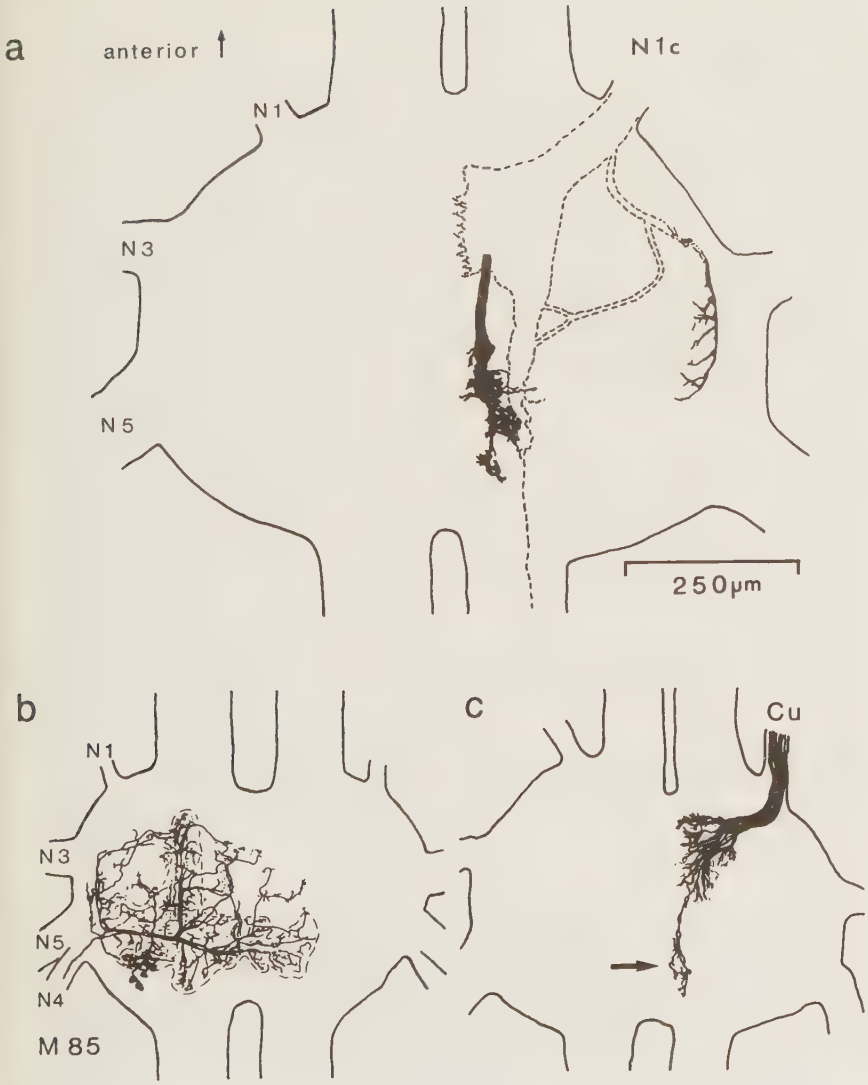

Abb. 11
Kobaltfärbungen im Mesothorakalganglion; Blick von dorsal
a vom gesamten sensorischen Flügelnerven N1c
(gezeichnet nach Präparaten von C.Elliott)
b Motoneurone zum Muskel 85, kontralateral zu c;(vgl. Elliott, 1983b)
c vom rechten Cubitalnerv; Pfeil: Überlappungsgebiet von b und c

3.3. DISKUSSION

Von den etwa 9000 sensorischen Fasern im Vorderflügel des Grillenmännchens können maximal 1000 den Sinnesorganen im Flügelgelenkbereich zugesprochen werden. Allerdings ist nach der Reifehäutung eine Reduktion von Fasern möglich. Im sensorischen Nerv des Hinterflügels von Locusta zum Beispiel wurde innerhalb von zwei Wochen nach der Adulthäutung eine Reduktion der ca. 2000 Fasern auf die Hälfte beobachtet (Altman et al. 1978). Da die Zählung der Axone kurz nach der Adulthäutung vorgenommen worden war, ist auch bei der Grille eine Reduktion im Nlc möglich.
Obgleich die Sinnesorgane auf dem Vorderflügel weitgehend für die Aufnahme taktiler Reize spezialisiert zu sein scheinen, kann man Chemorezeption nicht ausschließen. Immerhin wurden auf Flügelquerschnitten mehrere Dendriten von einer Dendritenscheide umhüllt beobachtet. Diese Anordnung spricht für Riechhaare, die meist 5 Sinneszellen besitzen (Steinbrecht, 1984).

Die an Größe und Lage auffälligste Sensorik sind das dorsale und das ventrale Haarfeld, die etwas apikal auf einer kissenförmigen Erhöhung am Ende der Schrilleiste (Cu 2) liegen. Aufgrund seiner topographischen Befunde hat Regen 1903 den Haarfeldern und insbesondere dem hakenförmigen Vorsprung an der medialen Flügelkante eine für die Flügelöffnung begrenzende Funktion zugewiesen ("Prellbock"), ohne daß er damals schon von den mechanosensorischen Eigenschaften dieser Haare wußte. Nachdem die Haarfelder als Gruppen von Mechanorezeptoren durch Elliott et al. (1982) identifiziert waren, können auch die hier mitgeteilten morphologischen Daten einen Beitrag zu ihrer Funktion liefern.

Für das ventrale Haarfeld des rechten, beim "normalen Rechtsgeiger" oben liegenden Vorderflügels wäre somit die Schrillkante des linken Flügels das Gegenlager, welches beim Überstreichen die Haare auslenkt. Die Auslenkrichtung steht senkrecht zu ihren 45° gegen die Spiegelzelle geneigten Schäften. Elliott (1983) hat entlang dieser Auslenkrichtung die geringste mechanische Biegefestigkeit der Haare nachgewiesen.

In die Überlegungen zum adäquaten Reiz für die postcubitalen Sinneshaare sollte man auch einbeziehen, daß durch den Andruck der Schrillkante Verspannungen wahrscheinlich sind. Die einzelnen Sinneskuppeln auf den Haarfeldern, besonders die zum posterioren Drittel der Schrillkante hin, könnten eine Überwachung der Kräfte und so eine bestimmte Vorspannung der Haarbecher übernehmen. Die Unterschiede in der Stärke der Flügeldecken (ventral dünner und damit auch weniger steif als dorsal) würden diese

Vorspannung insbesondere für die Sinneshaare auf der Flügelunterseite wahrscheinlich machen.
Möglicherweise könnte dadurch auch die hohe physiologische Ansprechschwelle von 5-20°, gemessen am Präparat (Elliott et al., 1982), bei der Stridulation herabgesetzt werden.

Sinneskuppeln

Bislang sind auf allen darauf hin untersuchten Insektenflügeln Sinneskuppeln gefunden worden (Erhardt, 1916; Übersicht: Grünert 1980). Bemerkenswert scheinen mir jedoch die geschlechtsspezifischen Sinnesfelder am Ende der Schrilleisten von Grylliden und Tettigoniiden.

Nach Chapman (1965) wirkt bei den elliptisch geformten Sinneskuppeln am Schabenbein der adäquate Reiz senkrecht zur langen Achse. Übertragen auf die cubitalen campaniformen Sensillen (CCS) des Grillenvorderflügels würde dies bedeuten, daß der adäquate Reiz dort als Schub oder Zug längs zur Schrilleiste, d.h. in der Bewegungsrichtung des stridulierenden Flügels, auftreten würde.
Die Anordnung der spezifisch beim Männchen nachgewiesenen CCS macht es wahrscheinlich, daß während der Singbewegung Kräfte auf den Übergangsbereich zwischen Dorsal- und Lateralfeld wirken.

Spannungsoptische Vorversuche, sowohl am frischen Flügelpräparat wie auch an Epoxy-Flügelabgüssen, konnten keinen Aufschluß über den Verlauf von Kraftlinien in der Kutikula geben. Die bei der Stridulation auftretenden Kräfte (Scherung, Faltung, Verwindung) lassen sich im einzelnen kaum quantifizieren.

Ob die Grille tatsächlich die Schubinformation aus den CCS nutzt, um etwa den Flügelandruck und mit ihm die Schallproduktion zu überwachen, kann in einem ersten Ansatz durch Ausschaltversuche geprüft werden.

4 Funktion der postcubitalen Haarfelder und der cubitalen campaniformen Sensillen

4.1 Funktion der Haarfelder

Die früher geschilderten morphologischen Untersuchungen an den postcubitalen Haarfeldern auf dem Vorderflügel des Männchens bildeten die Grundlage für Studien über deren Funktion, die in jüngster Zeit von Elliott et al. (1982), Elliott und Koch (1983) und Elliott (1983b) publiziert worden sind. Ihre und frühere Ergebnisse seien im folgenden kurz zusammengefaßt:

Möss (1971) konnte nach Ausschaltung der dorsalen und der ventralen Haarfelder (Heraustrennen oder Überstreichen mit Nagellack) keine Veränderungen in der zeitlichen Struktur des Lockgesangs feststellen, wohl aber wechselten einige Männchen ihre Flügelhaltung während des Singens von der Rechts- in die Linkslage. Seine Befunde wurden von Elliott et al. (1982) bestätigt. Bereits nach Ausschaltung eines der beiden inneren Haarfelder, des ventralen auf dem rechten bzw. des dorsalen auf dem linken Vorderflügel, vergrößerte sich der Öffnungswinkel beim Lockgesang um 8 %, nach dem Ausschalten beider inneren Haarfelder sogar um ca. 13 %, verglichen mit der maximalen Öffnung beim intakten Tier. Bei ca. 3 % der Verse entstand in der Stellung maximaler Flügelöffnung ein Spalt, der bei der nachfolgenden Flügelbewegung dazu führen konnte, daß nun der linke über den rechten Flügel strich. Tatsächlich wurden einige solche temporären "Linksgeiger" beobachtet, die jedoch meist nach wenigen Sekunden ihre Flügel wieder in die Normallage (rechts über links) zurückbrachten.

Das Entfernen der beiden äußeren Haarfelder, das dorsale auf dem rechten und das ventrale auf dem linken Flügel, hatte dagegen wenig Einfluß auf die Flügelposition (Elliott & Koch, 1983).
Zusätzlich war bei diesen Ausschaltexperimenten die Stellung der Flügel in den Verspausen unregelmäßiger als beim intakten Tier. Dies bedeutet, daß die Flügel bei einsetzender Bewegung unterschiedlich vorgespannt sind und damit die von den Muskeln ausgeübten Kräfte unterschiedlich ansetzen und zu einer Veränderung in der Bewegung führen könnten. Dies ließ sich durch Mechanogramme der Flügelbewegung quantitativ belegen (Elliott & Koch, 1983). Nicht beeinflußt wird der Rhythmus der Bewegung und damit die zeitliche Struktur des Lockgesangs.

Über diese Ergebnisse der Ausschaltversuche hinaus wiesen Elliott et al.

(1982) und Elliott (1983b) nach, daß es sich bei den Haarpolstern um Felder von Mechanorezeptoren handelt. Eine mechanische Reizung (Abbiegen) der Sensillen löste erst ab ca. 15° Auslenkung eine Antwort im Rezeptor aus. Die Steifheit der Haare und der relativ große Auslenkwinkel sprechen dafür, daß nicht die bei der Flügelbewegung erzeugten Windturbulenzen, sondern die mechanische Abbiegung durch Flügelkontakt der adäquate Reiz sein muß. Mögliche Ursache für die Unempfindlichkeit der Mechanorezeptoren und die damit nötige Auslenkung durch Flügelkontakt könnte in deren oben vorgestellten morphologischen Strukturen liegen (Kap. 3.2.4.2), nämlich in der gekippten Becherstruktur, den zahlreichen elastischen Aufhängefasern und dem relativ isolierten Tubularkörper. Auch stimmt die Vorzugsrichtung der Auslenkung mit morphologischen Befunden überein.

Elektrische Reizung der Haarfelder löste in den ipsilateralen Motoneuronen des Flügelöffnermuskels (M 99) und, zeitlich versetzt, im Flügelschließermuskel (M 90) unterschwellig bleibende epsp´ s aus (Elliott, 1983b). Die Latenzzeiten sprechen für eine polysynaptische Verknüpfung. Diese Ansicht wird gestützt durch den Nachweis, daß die sensorischen Fasern beider Haarfelder in den jeweils ipsilateralen ventralen Bereich des Mesothorakalganglions projizieren, während die Verzweigungen vorher genannter Motoneuronen dorsal liegen.

Die Mechanorezeptoren der cubitalen Haarfelder leisten somit einen Beitrag zur Stabilisierung der Flügellage und indirekt für die Flügelbewegung, indem sie die Öffnungsposition nach einer Schließbewegung kontrollieren ("Randbegrenzungssensoren"). Gleichzeitig verhindern sie damit, daß die Flügel in vertauschter Lage übereinanderreiben und somit das "pathologische Linksgeigen".

4.2. Funktion der cubitalen campaniformen Sensillen (CCS)

Durch die folgenden Experimente wird gezeigt, daß die neu beschriebenen cubitalen campaniformen Sensillen auf dem männlichen Vorderflügel einen deutlichen Einfluß auf die Stridulation haben.

Die Lage und Orientierung dieser Sensillen geben Anlaß zu der Hypothese, als adäquaten Reiz eine Schubkraft aus Richtung der Schrilleiste anzunehmen. Die nachgewiesenen Projektionen (Kap. 3.2.3) der sensorischen Fasern aus dem Cubitalnerven im Mesothorakalganglion lassen vermuten, daß die Information der Sensillen in dieses Ganglion weitergeleitet wird, welches auch das nervöse Netzwerk für den Singgenerator enthält (zusammenfassende Darstellung in Elsner & Popov 1978). Läßt sich die Hypothese verifizieren, so wären die CCS eine weitere Einrichtung zur sensorischen Kontrolle der Stridulation.

Einen ersten Zugang bilden Ausschaltexperimente. Die Ausschaltung einzelner cubitaler Sensillen ist kaum durchführbar, weil sie auf der ventralen Flügelseite liegen und eine Beschädigung am Flügelgelenk beim Ausbreiten und Abspreizen des Flügels nicht auszuschließen ist. Eine gezielte Durchtrennung des Cubitalnervs ist dagegen leicht möglich, da er, wie alle Flügelnerven, direkt unter der dorsalen Kutikula verläuft. Der Cubitalnerv enthält ca. 100 Fasern, von denen ca. 30 aus den CCS stammen. Die 70 anderen sind unbekannten Ursprungs. Daher mußte geprüft werden, ob bei dem Durchtrennungsexperiment keine andere den Gesang beeinflussende Sensorik ausgeschaltet worden war.
Dazu bot sich eine stufenweise Ausschaltung an, eine Durchtrennung des Cubitalnervs distal der campaniformen Sensillen (Kontrolle) und eine folgende proximal von den campaniformen Sensillen.

In den nachfolgenden Abschnitten werden verschiedene Aspekte der Stridulation, nach Fragestellung, Methodik und Ergebnissen getrennt, abgehandelt.

4.2.1 Einflüsse auf das zeitliche Muster des Lockgesangs

Grillenmännchen der Arten Gryllus campestris und Gryllus bimaculatus zirpen Lockgesang oft über viele Minuten. In dieser Zeit bleibt das zeitliche Muster der Silben und Verse sehr konstant.

4.2.1.1 Material und Methode

Durchtrennung des Cubitalnervs: Distale und proximale Durchtrennung der Cubitalnerven wurde anfangs mit einer ca. 0,5 mm breiten, zugeschliffenen Minutiennadel, später mit einer ebenso breiten, heißen Spitze eines Lötkolbens durchgeführt. Die Hitzedurchtrennung erwies sich als besonders geeignet, da die dorsale Kutikula beim Auflegen der heißen Lötspitze punktuell verbrannte und ein Austritt von Hämolymphe aus dem ca. 0,5 mm breiten Spalt durch den kauterisierenden Effekt unterblieb. Es wurde bei jeder Läsion darauf geachtet, daß die ventrale Kutikula des Flügels nicht verletzt war.

Schallaufzeichnung: Für die Versuche wurden anhaltend und regelmäßig singende Männchen ausgewählt. Wurden die Tiere nicht gestört, konnten in der Hauptaktivitätssphase (meist 18-23 Uhr) nicht unterbrochene Lockgesänge bis zu 90 min aufgenommen werden. Nach Aufnahme des Gesangs vom intakten Tiere wurde dasselbe Tier bei gleicher Temperatur 8 Stunden nach der Kontrolloperation erneut und nach anschließender Durchtrennung des Cubitalnervs proximal zu den CCS am dritten und vierten Abend nochmals aufgenommen.

Die Gesänge wurden anfangs mit einem Uher Report 4200 Tonbandgerät aufgezeichnet. Mit Hilfe eines Uher Akustomaten (F 411) wurde das Band bei Auftreten eines Lautes automatisch ein- und bei Pausen von mehr als 1 s ausgeschaltet. Bei jedem Einschalten wurde ein kurzer Signalton auf einer Spur zum Lockgesang dazugemischt. So konnten Anfang und Ende, d.h. auch die Dauer, jeder Lockgesangspassage bestimmt werden. Der Lockgesang wurde auf einer Spur optimal, auf der zweiten Spur etwas schwächer ausgesteuert aufgenommen, so daß immer ein gut auswertbares Signal zur Verfügung stand.

Für die Rechneranalyse wurde ein verbesserter Versuchsaufbau gewählt. Die Tiere sangen in der Mitte eines aus Schaumstoffmatten gebildeten Zylinders mit 120 cm Durchmesser und einer Höhe von 150 cm in einer Arena mit Torfboden (12 cm Durchmesser). Ca. 50 cm über der Arena befand sich ein Kondensatormikrophon (1/4 ", Bruel & Kjaer, Nr. 4136). Die Amplitude des Echos, gemessen mit einem kurzen, 90 dB lauten Tonpuls von 5

kHz, betrug weniger als 2% des Primärsignals, war also vernachlässigbar klein. Das Mikrophonsignal wurde mit 9,75 cm/sec und für die Frequenzanalyse mit 38 cm/sec auf AM-Kanälen des Bandgerätes (Racal store D7) aufgezeichnet. Ein- und ausgeschaltet wurde das Gerät durch einen Akustomaten (Eigenbau, Seewiesen) mit den gleichen Eigenschaften wie oben angegeben. Auf einer zweiten Spur des Bandgerätes wurde der Lockgesang abgeschwächt aufgenommen. Auf dieser zweiten Spur wurde bei jedem Start auch der oben erwähnte Signalton (Dauer 1sec; 200 Hz) beigemischt.

Datenerfassung: Für die Datenerfassung (Schema Abb. 12) mit dem Prozessrechner (Digital Equipment, PDP 11/40) wurden jeweils Passagen des Lockgesangs von ein oder drei Minuten Länge ausgewählt. Um die in Anzahl der Silben und Dauer der Verspausen variablen Einsingphasen der Tiere zu vermeiden, wurden nur solche Lockgesangsstücke ausgewertet, bei denen die Versuchstiere bereits mindestens 1 Minute gesungen hatten. Durch einen Gleichrichter und einen Tiefpassfilter wurde die Einhüllende des Schallsignals gebildet, die Form des gleichgerichteten Signals durch Überlagerung mit dem Originalsignal kontrolliert.

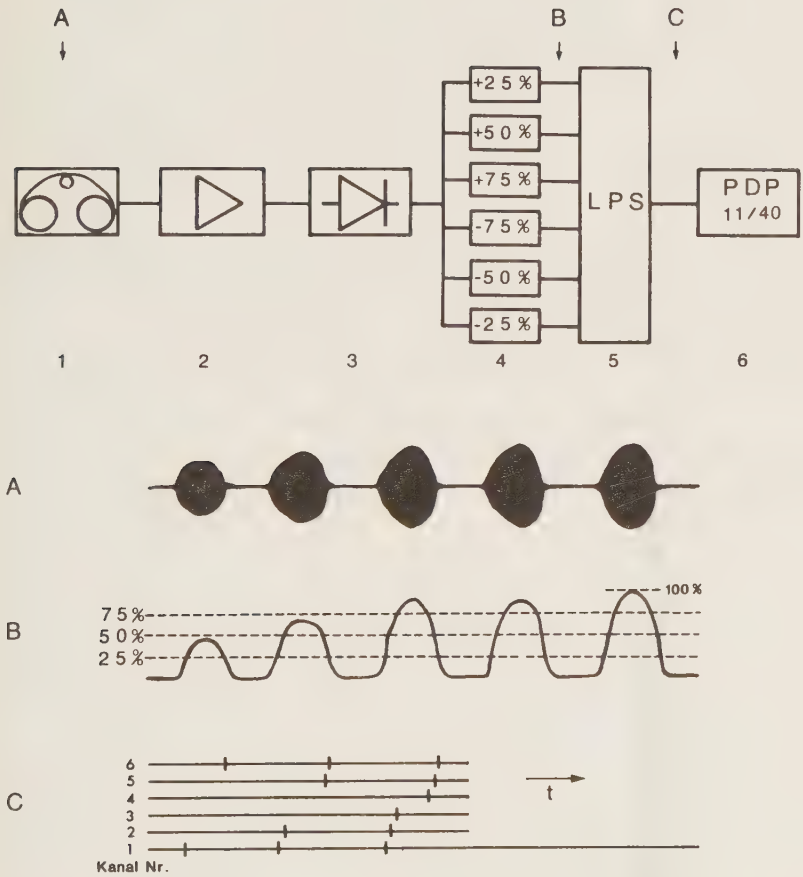

Abb. 12
Flußdiagramm der Dateneingabe
A Schallsignal (auf Tonband aufgezeichnet)
B Triggerschwellen
gleichgerichtetes Signal in seiner Amplitude justiert (100%)
C Impulse auf den 6 Kanälen des LPS-Systems;
1 Tonband; 2 Verstärker; 3 Gleichrichter; 4 Schwellendetektoren;
5 Interface; 6 Prozeßrechner

Die Einhüllende der lautesten Silbe der einminütigen Gesangsstücke wurde auf eine bestimmte Spannung gebracht (z.B. 8 V). 6 Schwellendetektoren wurden so eingestellt, daß sie bei 25, 50 und 75% der maximalen Amplitude ihren Triggerpuls abgaben. Drei der Detektoren antworteten auf positiven Durchgang, drei auf negativen Durchgang. Die 6 Triggerpulse wurden über ein Interface (LPS/11) in verschiedenen Kanälen in den Rechner eingegeben, der mit einer zeitlichen Auflösung von 0,1 ms das zeitliche Auftreten und die Kanalnummer registrierte. Jede Silbe wurde also nach Zeit und Form durch 6 Punkte erfaßt.

Wie in Abb. 13 dargestellt, bilden Häufigkeiten der Silbenintervalle (SI) bei Gryllus campestris eine bimodale Verteilung, deutlich abgesetzt vom Histogramm der Verspausen. Eine Nullstelle zwischen den Silbenintervallen und den Verspausen wurde als Trennkriterium (Anfang eines neuen Verses) benutzt.

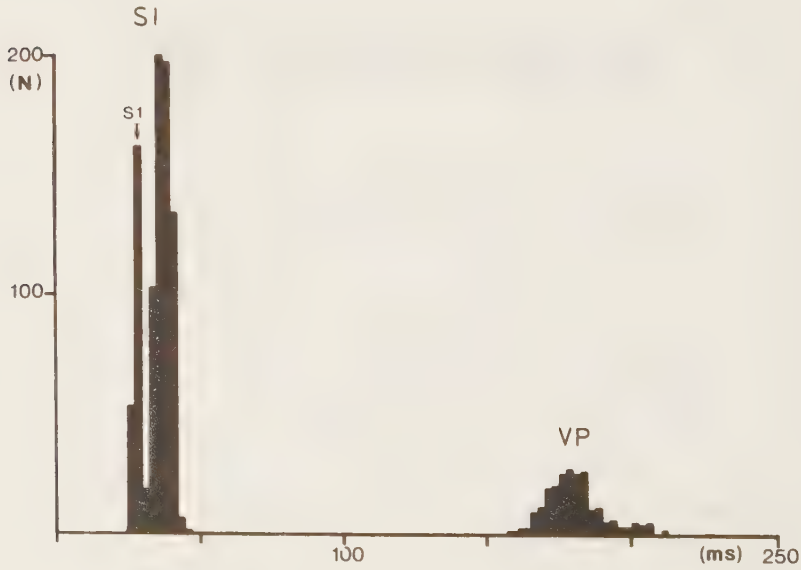

Abb. 13
Häufigkeitsverteilung der Zeitabstände für Durchgänge durch eine 25%-Schwelle; 1 Minute Lockgesang von G. campestris;
Ordinate: absolute Häufigkeit; Abszisse: Zeitabstände der Silbenintervalle SI und der Verspausen VP; S_1 Silbenintervall der ersten Silbe

Mit diesem Trennkriterium lassen sich dann folgende Lockgesangsparameter voneinander abgrenzen:

Verspause (VP):= Zeitintervall vom Anfang der letzten Silbe des vorausgehenden Verses bis zum Beginn der ersten Silbe des nächstfolgenden Verses;

Silbenintervall (SI):= Zeitintervall vom Beginn der Silbe bis zum Beginn der nächsten Silbe;

Silbendauer (SD):= Anfang bis Ende einer Silbe, d.h. Impulse von jeweils zwei korrespondierenden Schwellendiskriminatoren.
Anfang bzw. Ende heißt, wenn nicht ausdrücklich anders erwähnt, Durchgang durch die Schwellendiskriminatoren auf dem 25%-Niveau (vgl. Abb. 12 B).

Insgesamt wurden 75 Minuten Lockgesang von 11 Tieren (9 *G.campestris*, 2 *G. bimaculatus*) mit dem Computer ausgewertet.

Mit Hilfe von zum Teil vorhandenen, zum Teil selbst erstellten Statistik-, Display- und Plotprogrammen war nun die Analyse der einzelnen Parameter der Gesangsverse wie: Silbenabstand, Dauer, Intensität, Silbenzahl pro Vers, Versabstand möglich.

4.2.1.2 Ergebnisse

Versstruktur: Der Einfluß beidseitig ausgeführter Cubitalnervdurchtrennungen auf die Versstruktur ist in Abb. 14 dargestellt. Mittels eines Speicheroszillographen wurde die Häufigkeit des Auftretens von n-silbigen Versen und Versen mit erkennbaren Silbenausfällen bestimmt. Dazu wurde jeweils eine Minute Lockgesang ab der zweiten Minute nach Gesangsbeginn ausgewählt, um labile Einsingphasen zu vermeiden.
Für ein Tier sind in Abb. 14 die Häufigkeiten der verschiedenen Verstypen pro Minute als Säulen aufgetragen. Abb. 14 a zeigt die Daten für ein intaktes Tier, Abb. 14 b für dasselbe Tier im Kontrollexperiment, d.h. der Cubitalnerv war distal zu den campaniformen Sensillen beidseitig durchtrennt. Vor und nach der Kontrolloperation gibt es keinen auffallenden Unterschied. Unverändert wurden ca. 150 Verse pro Minute mit je 4 Silben beobachtet. Die Aktivität des Tieres, seine Einsingphasen, der Abstand und die Häufigkeit der gekennzeichneten Starts waren gleich. Insgesamt war bei 6 scheinoperierten Tieren (3 von Hand, 3 mit dem Rechner ausgewertet) keine Veränderung im Versmuster zu beobachten. Damit kann als gesichert gelten, daß distal von den cubitalen campaniformen Sensillen liegende Sinnesorgane keinen nennenswerten Einfluß auf diese Gesangsparameter nehmen.

Bei proximal zu den Sinneskuppeln durchtrennten Cubitalnerven, d.h. bei demselben Tier ohne die Information aus den CCS, beobachtet man unter sonst gleichen Aufnahmebedingungen hingegen deutlich Unterschiede. Häufig treten Verse mit unvollständigen Lauten bis hin zu Versen mit Ausfällen ganzer Silben, und auch dreisilbige Verse auf (vgl. Abb. 14 c und d). Diese Veränderung war in den ersten 6 Minuten der Registrierung noch deutlicher ausgeprägt als später, dennoch verschwanden die Fehler im Lockgesangsmuster auch nach ca. einer Stunde kontinuierlichen Gesangs nicht völlig, wie die Auswertung eines anderen, 24 Stunden später aufgenommenen Gesangsstückes desselben Tieres zeigt (Abb. 14 d). Es bleiben Unregelmäßigkeiten im Lautmuster des Lockgesangs, die beim intakten oder auch beim scheinoperierten Tier nicht beobachtet wurden.

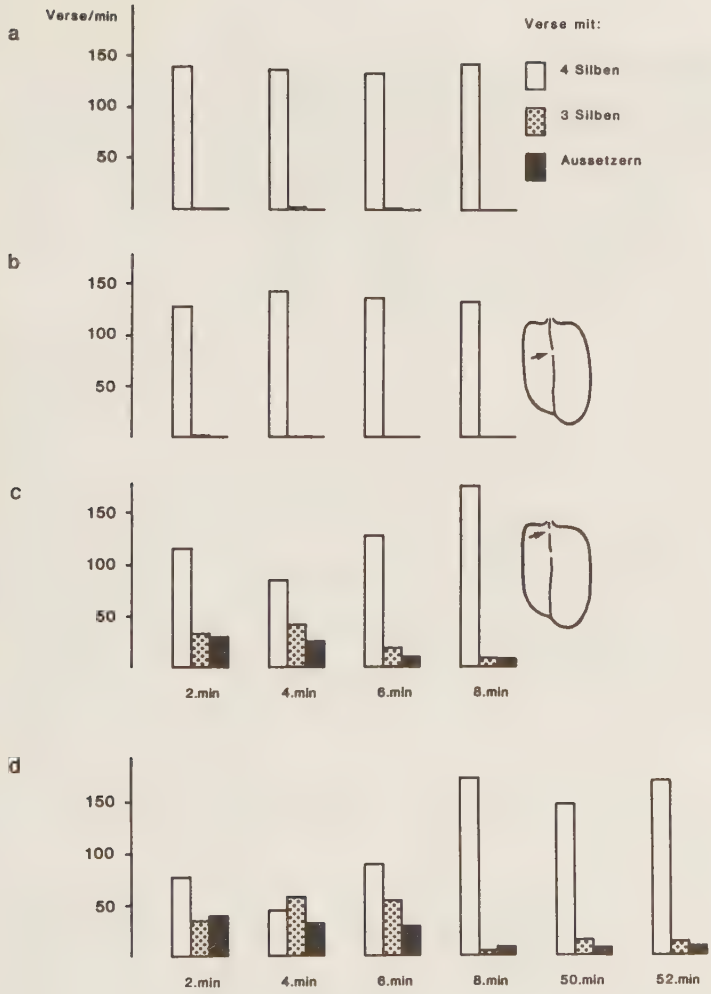

Abb. 14
Häufigkeit eines bestimmten Verstyps
stabiler Lockgesang von Gryllus bimaculatus vor und nach Läsionen
a intaktes Tier
b Cubitalnerv distal von den CCS durchtrennt; Kontrolloperation
c Cubitalnerv zusätzlich proximal von den CCS durchtrennt
d wie c, gleiches Tier 24 h später; Pfeil: beidseitige Läsion

Erst die Rechner-Auswertung ermöglicht die Erfasssung weiterer Details.

Als Beispiele sind Ausschnitte aus Gesängen von 2 Tieren dargestellt. Die Daten in der Strichdarstellung Abb. 15 zeigen die Läsionseffekte besonders deutlich; beim Tier aus Abb. 16 sind die Läsionseffekte von allen untersuchten Tieren am wenigsten ausgeprägt, jedoch noch klar erkennbar (Pfeile und *). Beide Abbildungen zusammen sollen den Bereich der individuellen Variabilität verdeutlichen.

a gilt jeweils vor der Operation,

b für einseitig ausgeschaltet und

c beidseitig ausgeschaltet.

Für jeweils eine Minute Lockgesang ist der Beginn der Verse um die jeweilige Verspause versetzt auf der x-Achse zeitrichtig markiert. In y-Achsenrichtung sind die Zeiten der 25%-Schwellendurchgänge der Silben aufgetragen (vgl. schematischer Vers an der Abszisse). Die Strichlänge entspricht jeweils der Silbendauer (Dauer des 25% Schwellendurchgangs der auf- bzw. absteigenden Flanke der Umhüllenden). Die dazwischen liegenden Lücken repräsentieren die Silbenpausen. Beide Abbildungen verdeutlichen, wie regelmäßig und präzise das fünfsilbige Lockgesangsmuster bei den intakten Tieren eingehalten wird (Abb. 15, 16 a). Die Silbendauer (SD) und die Silbenintervalle (SI) streuen nur etwa 1 ms um ihre Mittelwerte. Mit kurzen Verspausen folgen die fünfsilbigen Verse aufeinander, was in der Dichte des Strichmusters zum Ausdruck kommt.

Die beiden extremen Beispiele (Abb. 15 und 16) sollen im Folgenden zusammen mit den Ergebnissen aller Tiere besprochen werden.

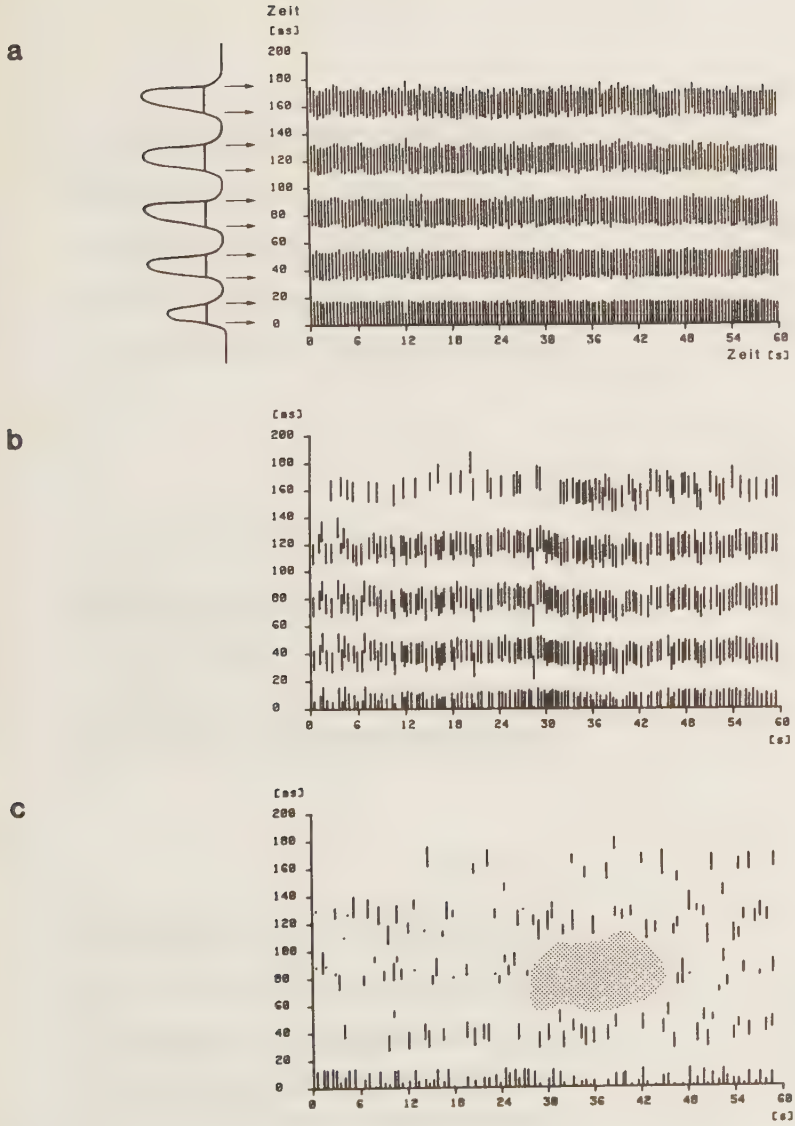

Abb. 15
Strichdarstellung jeweils einer Minute Lockgesang mit 5 Silben pro Vers;
a:intaktes Tier; b:CCS einseitig ausgeschaltet; c:beidseitig ausgeschaltet
Ordinate: Versstruktur; Silbendauer wird durch Strich markiert;
Beginn der ersten Silbe im Vers wird gleich Null gesetzt.
Abszisse: Beginn der ersten Silbe von aufeinanderfolgenden Versen
jeweils um die Verspause versetzt;

häufiger Ausfall der dritten Silbe.

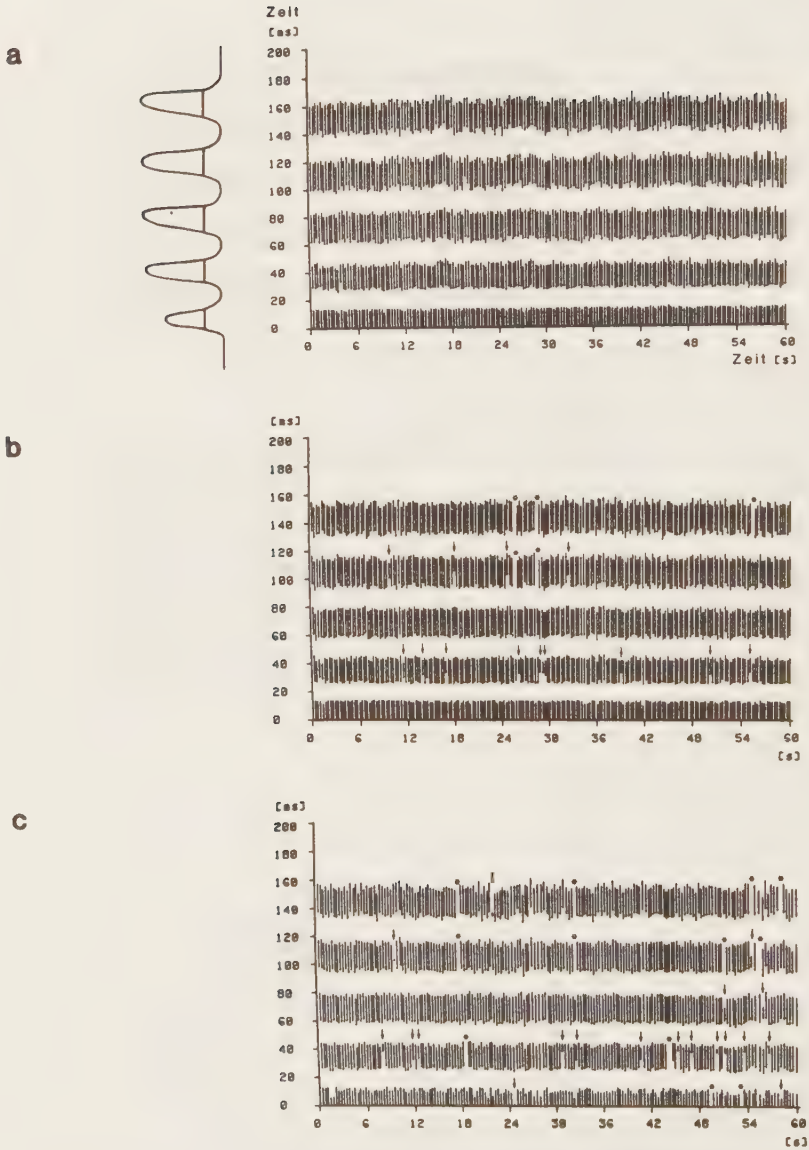

Abb. 16
Strichdarstellung jeweils einer Minute Lockgesang mit 5 Silben pro Vers; a:intaktes Tier; b:CCS einseitig ausgeschaltet; c:beidseitig ausgeschaltet verkürzte Silben sind durch Pfeile, Silbenausfälle durch Sterne markiert (Darstellung wie Abb. 15)

Veränderungen in den Lockgesangsparametern:

1. Silbenausfälle

Beim Lockgesang von intakten Tieren (N=9) wurden in 2106 ausgewerteten Versen keine Silbenausfälle beobachtet. Diese Aussage gilt für stabile Lockgesangspassagen von einer Minute und für Gesänge mit Verspausen kleiner als eine Sekunde.

Nach beidseitiger Ausschaltung der CCS kommt es zu Ausfällen von Silben im vorher regelmäßigen Lockgesangsmuster (vgl. Abb. 14 c). Die Tabelle 3 zeigt die prozentuale Ausfallhäufigkeit in den untersuchten einminütigen Gesangsstücken. Bei durchschnittlich 36% aller Verse ist mindestens ein Silbenlaut ausgefallen; er erreicht das 25%- Intensitätsniveau nicht. Diese Aussage gilt für 1998 Verse und für 7 Tiere. Das bedeutet: durchschnittlich ist mehr als ein Drittel der Verse im Lockgesang unvollständig. Die Zahl der Verse mit Aussetzern schwankt interindividuell, aber auch zwischen verschiedenen Stichproben desselben Tieres (vgl. Tabelle 3, 4 und Abb. 15, 16 c).

Tab. 3

Silbenverteilung im Vers (Tier Nr.5; vgl. wie Abb. 15)

a intaktes Tier; b rechter Cubitalnerv proximal der CCS durchtrennt

c zusätzlich linker Cubitalnerv durchtrennt; drei Stichproben

* gibt die Position einer Silbe im Vers an; Lücken bedeuten Silbenausfälle

t1 Verstyp mit Silbenausfällen am Versbeginn;

t2 Verstyp mit Silbenausfällen am Versende

Verstyp	Prozentanteile				
	a intakt	b rechts	c beidseitig ausgeschaltet		
* = *	0	0	13,6	7	5,1
** = **	0	0	4,9	3,5	7,6
*** = ***	0	0,9	2,5	8,1	11,4
**** = ****	0,7	44,4	0	3,5	26,6
*****	99,3	54,6	0	1,2	7,6
t1 * ***	0	0	1,2	0	1,3
t1 * **	0	0	11,1	15,1	3,8
* * *	0	0	0	4,7	3,8
* *	0	0	21	29,1	5,1
t1 * **	0	0	0	0	0
* *	0	0	14,8	12,8	0
* *	0	0	0	0	0
t2 ** *	0	0	18.5	9,3	12,7
** **	0	0	2,5	2,3	8,9
t2 ** *	0	0	9,9	2,3	2,5
t2 *** *	0	0	0	1,2	3,8

Die Häufigkeit, mit der eine bestimmte Silbe ausfällt, schwankt bei verschiedenen Gesangsstücken desselben Tieres.

Schon in der ersten Phase der Auswertung, die noch per Hand durchgeführt wurde, fiel auf, daß die Silben gegen Versende (beim 5-silbigen Vers 3.,4. und 5. Silbe) häufiger ausfallen als die erste oder die zweite Silbe. Daher wurde für die rechnererfaßten Daten ein Auswertprogramm zur Untersuchung der Typen von Silbenausfällen und ihrer Häufigkeiten erstellt.

Tab. 4

Silbenausfälle bei beidseitig operierten Tieren

Tier Nr.	Stich-probe	Versrate (Verse/min)	Silbenausfälle (%) Typ t1	Typ t2 (Tab.3)	Summe
0	4	150	0,6	5,9	42,4
1	2	130	7,7	28,5	70,1
	3	135	19,3	9,6	37,8
	4	150	16,7	47,7	74,8
2	1	170	1,8	0	3
	2	148	0,7	0	1,4
	3	168	1,2	0	1,2
3	1	96	0	0	1
	2	102	0	0	0
	3	112	0	0	2,7
5	1	81	12,3	28,4	99,8
	2	86	15	12,2	95,4
	3	79	5,1	19	66
6	1	132	2,3	11,3	43,1
	2	137	2,2	11,6	34,8
7	1	122	0	0	0
Mittelwerte:		125	4,2	10,6	35,9

Die hier gewonnenen Gesangsdaten erlaubten keine Unterscheidung, ob beispielsweise die erste oder die letzte Silbe im Vers ausgefallen war. Dazu wären gleichzeitig Muskelableitungen notwendig gewesen. Diese erschweren es aber erheblich, lange stabile Lockgesänge aufzuzeichnen. Dennoch lassen sich bei fünfsilbigen Versen, aber auch bei viersilbigen Versen, zwei Ausfalltypen (T1 und T2 in Tabelle 3) unterscheiden.

Ein Ausfall am Versanfang war durchschnittlich nur in 4%, ein Ausfall gegen Versende hin war bei 10% der Verse zu verzeichnen. Das heißt, Silbenausfälle gegen Versende sind mindestens doppelt so wahrscheinlich wie Silbenausfälle am Versbeginn. Ein Grund könnte der sein, daß die im Vers zunehmende Synchronisation der motorischen Einheiten (M 99 mit zwei

fast-Einheiten, M 90 mit 3-fast Einheiten; Kutsch & Huber, 1970) eine wachsende Präzision in der Flügelanstellung erfordert.

Bei einseitigen Ausschaltungen waren überhaupt nur bei drei Tieren Silbenausfälle zu beobachten, und dann nur bei weniger als 4% der Verse. Offensichtlich reicht im allgemeinen die Afferenz von einem Feld der CCS aus, um diese auffallenden Musterunterbrechungen im Lockgesang zu vermeiden.

2. Verlängerung der Verspause

Die in Abb. 17 gezeigten mittleren Verspausen (VP) verändern sich schon bei einseitigen Ausschaltungen systematisch: Die Tiere singen mit größeren Pausen zwischen den Versen.
Die Verspausen wurden zwischen 10 und 53% (MW: 23%) länger, verglichen mit dem jeweils intakten Lockgesang desselben Tieres. Das entspricht einer Verlängerung der Verspause um durchschnittlich 65 ms, mit erheblichen Variationen (Abb. 17).
Bei beidseitiger Ausschaltung ist ebenfalls eine Verlängerung der Verspause gegenüber dem intakten Tier zu beobachten. Bei allen Mittelwerten sind nur Verspausen zwischen aufeinanderfolgenden Versen von gleicher Silbenzahl erfaßt worden. Dadurch wird die Zahl der sinnvoll auswertbaren Verspausen bei den meisten beidseitig operierten Tieren (Nr. 0, 1, 5, 6, 8; Pfeil) sehr klein, weil häufig Silben fehlen. Die Tendenz ist die gleiche: Die Verspausen werden noch länger als bei einseitiger Ausschaltung.

Berechnet man die Versraten, so ergibt sich bei einseitiger Ausschaltung eine Verringerung um durchschnittlich 27 Verse pro Minute und bei beidseitiger Ausschaltung um 35 Verse pro Minute. Die Versraten sind zwischen 15 und 20% reduziert.

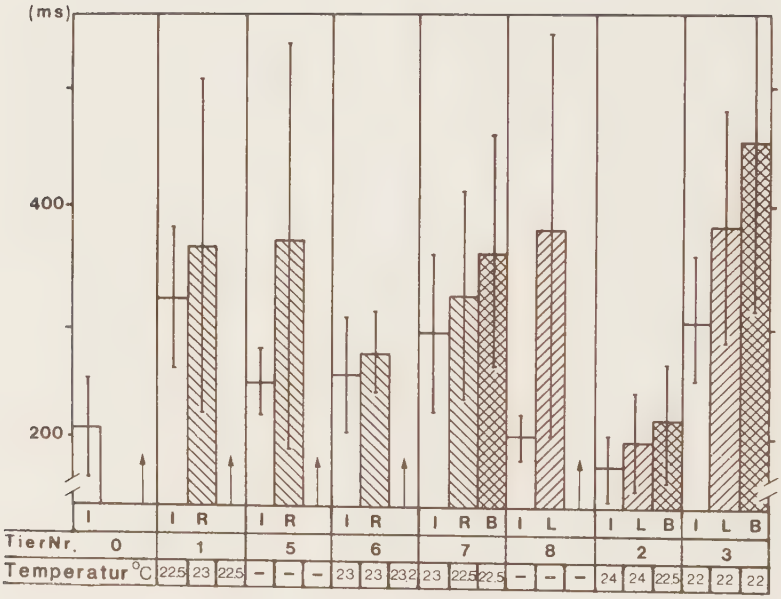

Abb. 17
Mittelwerte der Verspausen von jeweils aufeinanderfolgenden vier- oder fünfsilbigen Versen:
I intakt; Cubitalnerv rechts ausgeschaltet R, links L; Cubitalnerv jeweils beidseitig ausgeschaltet B
Pfeile: Gesangsstücke mit nicht sinnvoll definierten Verspausen (s.Text)

3. Silbenintervallverkürzung

Die Frage, ob nach Wegnahme des Einflusses der cubitalen campaniformen Sensillen auch das Silbenintervall verändert wird, ist besonders bedeutsam, weil der Silbenabstand einen der wichtigsten zeitlichen Parameter für das Erkennen des arteigenen Gesanges darstellt (Thorson et al., 1982; Stout et al., 1983).

Verglichen mit der Verlängerung bei den Verspausen, zeigte sich bei den Silbenintervallen (SI) ein gegenläufiger Effekt. Sie verkürzten sich zwischen 0,5 und 5,5 ms. Die Verkürzung lag im Durchschnitt bei allen einseitig operierten Tieren um 5%; bei beidseitiger Ausschaltung schließlich um 8%. Obwohl die Versrate verringert ist, die Tiere also weniger Verse pro Minute singen, wird die Abfolge der Silben schneller.

Da das erste Silbenintervall bei G. campestris das kürzeste ist, sollte beim Fehlen einer Silbe die entstehende Lücke mehr als das Doppelte des ersten Silbenintervalls betragen. Dies trifft aber nicht zu; die Silbenintervallverkürzung nach fehlenden Silben ist besonders deutlich.

Es scheint daher ziemlich sicher zu sein, daß diese Eingriffe in die campaniforme Flügelsensorik auch das Zeitmuster des Singgenerators geringfügig verändern.

Die Reduktion der Silbenintervalle aufgrund von nachfolgenden Aussetzern ist besonders deutlich und wurde getrennt untersucht.

Der Silbenabstand ist nach Ausfall einer beliebigen Silbe durchschnittlich 5 ms kürzer als die Summe der beiden ersten Silbenintervalle S1 und S2. D.h., schon für den Ausfall der 2. Silbe wird die resultierende Lücke (Silbenintervall) kürzer als zu erwartet. Da die Silbenabstände beim Lockgesang von G. campestris im Vers deutlich zunehmen (Kriechbaum, 1983), muß die Verkürzung der Abstände nach einem Silbenausfall (3. u. 4. Silbe) noch größer sein.

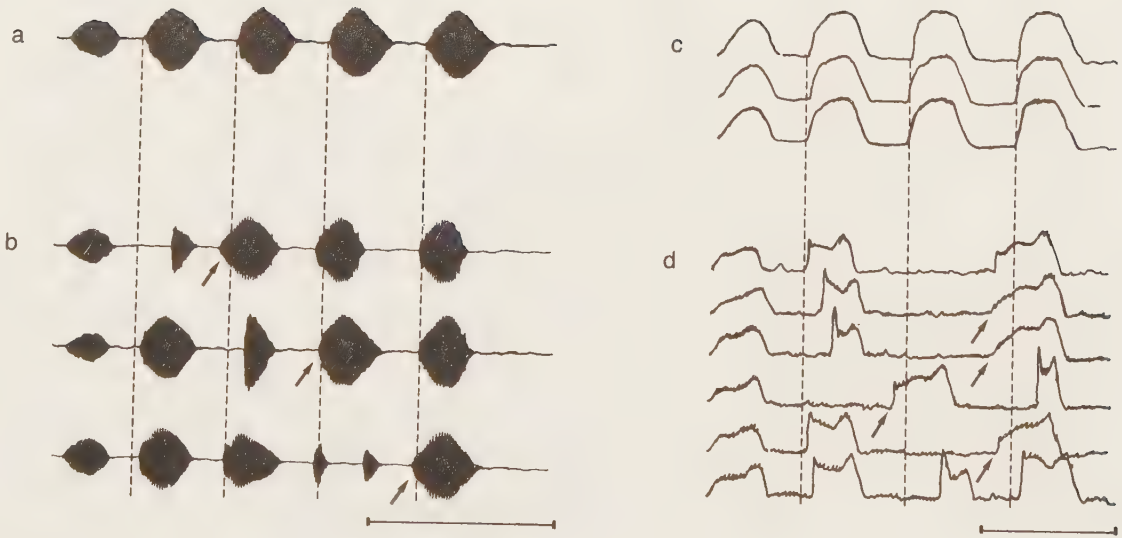

Abb. 18
Beispiele von Lockgesangsversen mit verkürzten Silbenintervallen besonders nach unvollständigen Silben (Abb. 18 b) oder nach Silbenausfällen (Abb. 18 d); markiert durch Pfeile; Abb. 18 a und c jeweils intaktes Tier; Abb. 18 b und d jeweils beidseitige, proximale Cubitalnervläsion (Zeitmarke 50 ms)

4. Verkürzung der Silbendauer

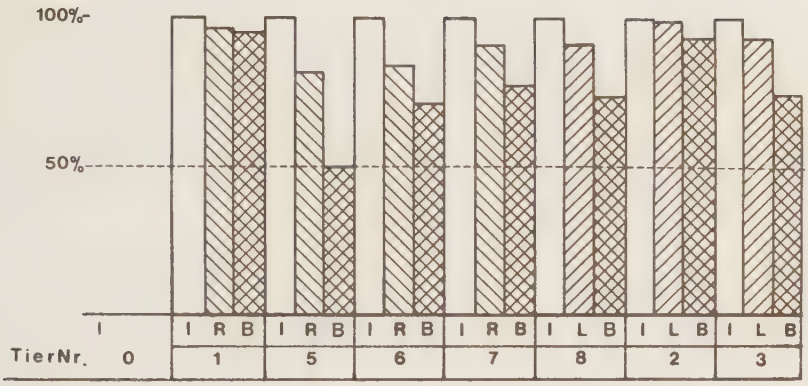

Abb. 19
Balkendiagramm
Mittlere Silbendauer (SD) der jeweils letzten Silbe in vier- oder fünfsilbigen Versen (intaktes Tier =100%); I intakt; Cubitalnerv rechts ausgeschaltet R; links L; Cubitalnerven beidseitig ausgeschaltet B

Die Einhüllenden von leise gesungenen Silben haben oft einen flachen Flankenanstieg und bleiben weniger lang über dem 25%-Niveau. Daraus ergibt sich eine geringere Silbendauer (SD). Um diesen Intensitätseffekt bei der Untersuchung der SD auszuschließen, wurden nur Silben, die die 75%-Schwelle überschritten, d. h. Silben mit maximaler Lautstärke, ausgewertet. Abb. 19 zeigt die mittlere SD der jeweils letzten Silbe in vier- oder fünfsilbigen Lockgesangsversen. Gemessen wurde hier die Silbendauer auf dem 25%-Schwellenniveau. Zum Vergleich ist die Silbendauer im Gesang der intakten Tiere auf 100% gesetzt und die Silbendauer im Läsionsgesang entsprechend normiert worden. Wie Abb. 19 darstellt, ist die SD schon bei einseitigen Läsionen verkürzt, und zwar um durchschnittlich 9%; bei beidseitigen sogar um durchschnittlich 24%.

Wie aus der Strichdarstellung Abb. 15 c (Abb. 19, Tier Nr. 5) zu ersehen

ist, werden besonders nach beidseitiger Ausschaltung die Silben dramatisch verkürzt. Schon bei einseitiger Ausschaltung ergibt sich eine Verkürzung der Silbendauer für alle Silben um durchschnittlich 7% (Bereich 1 - 20%). Bei beidseitiger Ausschaltung ist die mittlere Verkürzung der Silbendauer auf 20% angestiegen (5 - 49%).

Der parameterfreie U-Test zeigt signifikante Unterschiede auf dem 1% Niveau für alle einseitigen und erst recht für alle beidseitigen Ausschaltungen. Die Silbendauer ist schon nach einseitiger Ausschaltung der cubitalen campaniformen Sensillen signifikant kürzer.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß es bei einseitiger Ausschaltung prinzipiell zu den gleichen Effekten kommt wie bei beidseitigen Läsionen:
Die Verspausen werden länger, das Silbenintervall und die Silbendauer verkürzen sich. Dabei macht es keinen Unterschied, ob die Durchtrennung des Cubitalnervs zuerst rechts oder links erfolgt ist. Die Zahl der Silbenausfälle, das auffälligste Merkmal der Veränderungen, steigt jedoch erst nach beidseitiger Nervdurchtrennung "sprunghaft" an.

4.2.2 Flügelbewegung bei der Stridulation

Bei der Ausschaltung der cubitalen campaniformen Sensillen hatten sich z.T. drastische Veränderungen im Lockgesangsmuster gezeigt. Daher mußte untersucht werden, ob auch das Bewegungsmuster der Vorderflügel betroffen ist.

4.2.2.1 Methode

Eine Methode zur Aufzeichnung der Flügelbewegungen einer stridulierenden Grille wurde von Koch (1980) entwickelt, von Koch und Elliott (1983) modifiziert und in dieser Arbeit nahezu unverändert übernommen (vergleiche auch Elliott, 1983).

Eine "Orientierungsspule" (1mm Höhe x 2mm Länge) aus 50 Windungen eines 17 µm starken isolierten Kupferdrahtes wurde auf dem Pronotum der Grille mit der langen Seite senkrecht zur Körperachse befestigt. In einem angelegten magnetischen Feld induziert die Spule in Abhängigkeit von ihrer Lage eine Spannung. Das Signal wurde benutzt, um mittels eines Servomotors die Grille in ihre Ausgangslage zurückzudrehen. Dadurch behielt das Tier immer die gleiche Raumlage und konnte die Spulendrähte nicht verdrillen. Die leichteren Spulen für die Vorderflügel (30 Windungen) wurden mit ihrer Längsachse auf einer 1 x 2 mm großen Papierunterlage mit Zweikomponentenkleber befestigt. Das Papier wurde mit leicht schmelzendem Wachs durchtränkt.

Nachdem die Flügelstellen mit Alkohol vorsichtig entfettet worden waren, wurden Spule und Papierunterlage etwas medial in Höhe des ersten Drittels der Analader 3 jeweils dorsal auf den Vorderflügeln festgewachst. Durch das Anwachsen mit sehr geringer Schmelztemperatur konnte eine Schädigung des Flügels ausgeschlossen werden. Die Flügelspulen wurden jeweils so angebracht, daß ihre Fläche senkrecht zu der gedachten Linie Flügelgelenk : Ende der Schrilleiste standen. Die von den Spulen wegführenden 17 µm-Drähte wurden in einer Schleife zum Pronotum und von dort zusammen mit den abführenden Drähten der Orientierungsspule zu einem Halter und zur Meßeinrichtung weggeführt.

Die Beweglichkeit der Flügel war nicht behindert. Auch das Gewicht der Spulen (mit Papierunterlage) von ca. 1 mg war gegenüber dem Flügeleigengewicht (6-8 mg bei G. campestris, 13-15 mg bei G. bimaculatus) zu vernachlässigen. Nach den Angaben von Koch (1980) erlaubt diese Methode eine Auflösung der Flügelbewegung von ca. 0,5°. Abb. 20 zeigt schematisch die Versuchsanordnung.

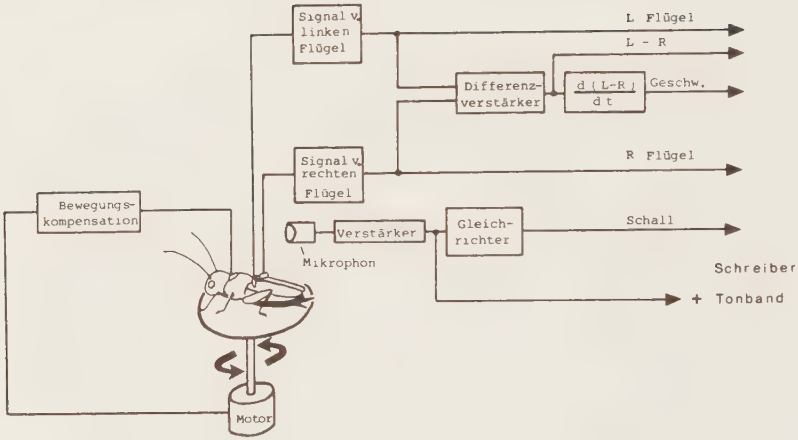

Abb. 20
Versuchsaufbau zur Aufzeichnung von Mechanogrammen der stridulierenden Grille (aus Elliott & Koch, 1983, verändert).

Folgende Parameter wurden gemessen:
Die Bewegung des rechten und des linken Flügels, die Relativbewegung der beiden Flügel zueinander (entspricht der augenblicklichen Position der Schrillkante auf der Schrilleiste, Koch & Elliott, 1983), die Geschwindigkeit d(L-R)/dt und der erzeugte Laut (vgl. Abb. 21). Diese Daten wurden auf Band (Racal, Store D7) gespeichert und gleichzeitig mit einem Schreiber (Schwarzer US 266) wiedergegeben.

4.2.2.2 Ergebnisse

Lockgesang:

Abb. 21 a zeigt die Bewegungs- und Schallparameter zu einem viersilbigen Vers von Gryllus campestris. Man sieht die vier Bewegungsuntereinheiten zu den vier Silben. In der Verspause wird eine charakteristische, leicht geöffnete Position der Flügel eingenommen. Der Vers beginnt mit einer kleinen Öffnungsbewegung aus dieser Verspausenlage. Die Flügel verharren ca. 10 ms in der nun maximalen Öffnungsposition, und von dort kommt es zur ersten Schließbewegung, die zum Laut der ersten Silbe führt. Insgesamt sind vier Öffnungs- und vier Schließphasen zu sehen. Der Laut wird immer während der Schließphase erzeugt. Die Geschwindigkeit in den Schließphasen ist langsamer als in den Öffnungsphasen (Spur 4). Die Schließgeschwindigkeit beträgt etwa ein Drittel der Öffnungsgeschwindigkeit. Sie steigt am Anfang einer Silbe fast linear an und bleibt schließlich eine Zeit lang auf einem konstanten Wert. Dieser konstante Wert soll im Folgenden "Basiswert der Schließbewegung" heißen.

Während der einzelnen Silben eines Verses streichen die Flügel immer weiter einwärts. Vom selben Startpunkt auf der Schrilleiste ausgehend werden für die Silben im Vers systematisch mehr laterale Zähne der rechten Schrilleiste benutzt. Am Ende der vierten Silbe sind die Flügel schließlich am weitesten geschlossen. Die Silbendauer im Vers (Dauer des Schallereignisses) wird damit systematisch länger. Nach jedem Einwärtszug werden die Flügel wieder in die gleiche Öffnungsposition gebracht. Die systematische Zunahme der aufeinanderfolgenden Silbenintervalle im Vers wird also hauptsächlich durch Weiter-Einwärtsstreichen verursacht.

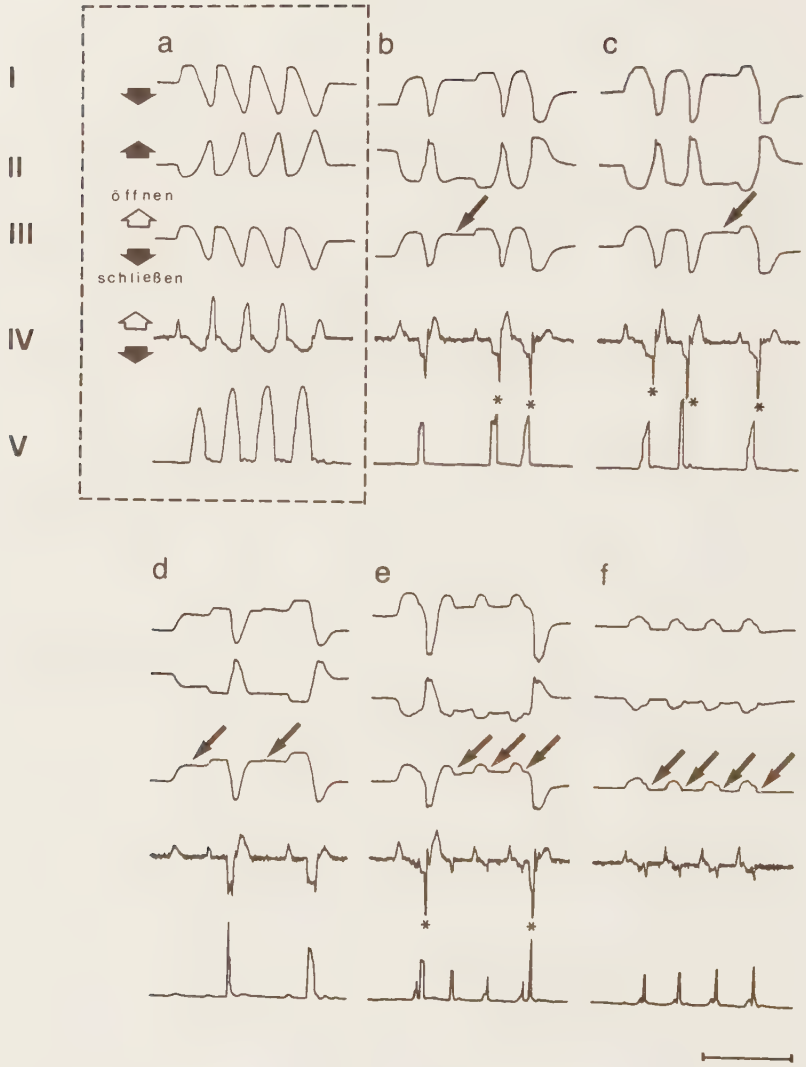

Abb. 21
Flügelbewegung bei einem viersilbigen Lockgesang (G. campestris);
a intaktes Tier;
b-f Tier mit beidseitig, proximal zu den CCS durchtrennten Cubitalnerven;
Spuren: I Bewegung des linken Flügels; II Bewegung des rechten Flügels;
III relative Flügelbewegung; IV Geschwindigkeit der Flügelbewegung;
V gleichgerichtetes Schallsignal.
Pfeil : Bewegungsstop
Stern : hohe Schließgeschwindigkeit; (Zeitmarke 100 ms)

Abb. 21 b - f zeigen Beispiele von "fehlerhaften" viersilbigen Lockgesangsversen desselben Tieres nach Ausschaltung beider Cubitalnerven proximal zu den CCS. Auch hier wurden wie in Abb. 21 a Passagen aus einem stabilen Lockgesang ausgewählt.
In Abb. 21 b führen die Flügel nach dem Öffnen zur zweiten Silbe keine Schließbewegung aus. Entsprechend wird auch kein Laut produziert. Vor der dritten Silbe werden die Flügel noch etwas über die normale Öffnungsposition hinaus gebracht.

Abb. 21 c zeigt einen Bewegungsstop bei der dritten Silbe. Auch hier geschieht ein erneutes Öffnen nach dem Ausfall der dritten Silbe. Der Basiswert der Schließgeschwindigkeit (ca. 0,7 Grad/ms; Koch, 1980) wird nur für kurze Zeit eingehalten. Danach wird die Schließgeschwindigkeit sehr hoch und erreicht bis zum Dreifachen der Öffnungsgeschwindigkeit. Das hat offenbar zur Folge, daß die Schallproduktion zusammenbricht und damit die Silbendauer deutlich abnimmt. In ähnlichen Fällen ist die Form der Einhüllenden häufig spitz, zackig oder gelegentlich sogar mehrgipflig. Es sind zwar alle denkbaren Ausfälle von Silben zu beobachten, der Ausfall der dritten oder der vierten Silbe scheint aber am häufigsten vorzukommen (vergleiche Abb. 21 d-f). In Abb. 21 d sind die erste und dritte Silbe ausgefallen, in Abb. 21 e die zweite und dritte Silbe. In Abb 1f sind alle vier Silben nur noch leicht angedeutet. Hier stoppt die Flügeleinwärts-bewegung immer an der gleichen Stelle, und zwar ungefähr an der Ruhelage der Singposition.

Die Variationen in den Bewegungsmustern sind für drei weitere Tiere in Abb. 22 dargestellt, wiederum als Vergleich von intakten (Abb. 22 a) mit beidseitig operierten Tieren (Abb. 22 b). Die Veränderungen nach der Läsion heben sich deutlich von der Variabilität des ungestörten Gesangsmusters ab. Der Eingriff kann sogar dazu führen, daß Schall auch während der Öffnungs-bewegung (Sterne in Abb. 22 b) entsteht.

Abb. 22
Flügelbewegung bei einem viersilbigen Lockgesang von drei verschiedenen Tieren (G. campestris), (Zeitmarke 100 ms);
links, mitte, rechts drei unterschiedliche Tiere
a intakt; b nach beidseitiger Cubitalnervläsion
Pfeil: Bewegungsstop
Stern: Schall bei der Öffnungsbewegung (Darstellung wie Abb. 21).

Bei den operierten Tieren wird oft nicht mehr die Basisgeschwindigkeit eingehalten. Abb. 23 zeigt, wie die verschiedenen Schließgeschwindigkeiten, die immer bei Vielfachen der Basisgeschwindigkeit zur Resonanz mit der Harfe und zum Schall führen, nacheinander auftreten können (Pfeile). Wie schon früher betont, wird die Silbendauer bei erhöhter Schließgeschwindigkeit verkürzt, oft auf weniger als 5 ms.

Abb. 23
Mechanogramme von beidseitig operierten Tieren
Stern: hohe Schließgeschwindigkeit, Abrutschen;
Pfeil: "Basisgeschwindigkeit" und Vielfache davon vgl.Text (Zeitmarke 100 ms)
(Darstellung wie Abb. 21)

Insgesamt wurden Mechanogramme von 12 Tieren vor und nach Läsionen untersucht. Beim Lockgesang nach beidseitiger Durchtrennung des Cubitalnervs lassen sich folgende Bewegungsanomalien feststellen:

1. Die Schrillkante gleitet offenbar "ungebremst" und ohne Lauterzeugung über die Schrilleiste hinweg. Dies ist häufig gegen Ende der Schließbewegung zu beobachten und bewirkt ein Abreißen des Lautes und damit eine Verkürzung der Silbendauer (Pfeile Abb. 21 b,c,f). Gelegentlich tritt aber auch ein Silbenabriß am Anfang der Silbe auf. Die Schließgeschwindigkeit kann dabei bis zum Dreifachen der Öffnungsgeschwindigkeit betragen (6fache Basisgeschwindigkeit, Abb. 23).

2. Verhaken bei der Schließbewegung:
Vorübergehender oder vollständiger Bewegungsstop. Vom Bewegungsstillstand am Silbenanfang mit anschließendem lauthaften Durchstreichen (Abb. 22 b, Tier II;Pfeil) bis hin zum kompletten Ausfall der Bewegung (Abb. 22 b, Tier I und II) sind Übergänge möglich. Häufig ist bei minimaler Schließbewegung am Silbenanfang ein Laut hörbar, dessen Intensität allerdings nur etwa ein Viertel des normalen Wertes erreicht (Abb. 22, Tier III).
Sowohl Verhaken als auch Durchrutschen wirken sich auf die Silbendauer aus: sie wird oft stark verkürzt. Durch das Ausbleiben ganzer Silben ist das Gesangsmuster erheblich gestört.

3. Schallproduktion während der Öffnungsbewegung war bei intakten Tieren nie zu beobachten, bei operierten Tieren ebenfalls selten (Abb. 22 b) - es sei, denn sie wurden zu "permanenten Linksgeigern".

4. Die Flügelstellung in den Verspausen und auch die maximale Flügelöffnung schwankt bei operierten Tieren stärker.

Zusätzlich zum Lockgesang wurden noch Mechanogramme des Rivalen- und des Werbegesanges aufgenommen, die hier kurz nachgetragen werden sollen.

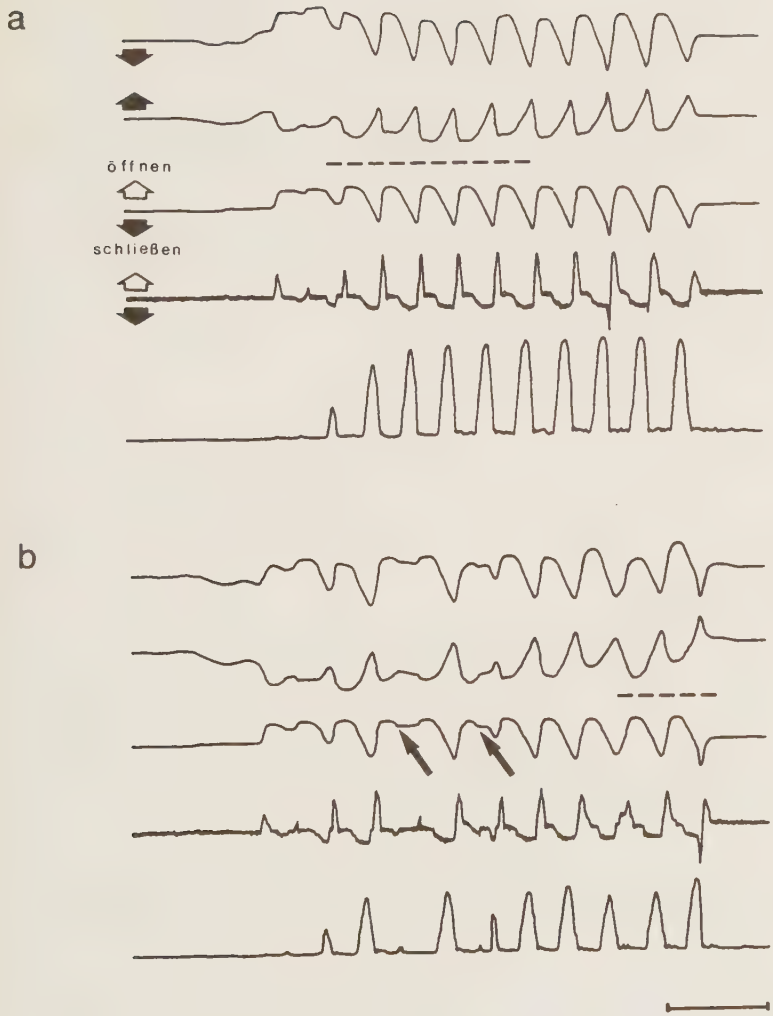

Abb. 24
Mechanogramm eines Rivalengesangsverses von G. campestris
a intaktes ; b beidseitig operiertes Tier
Pfeil: Bewegungsstop
-----: leichte Drehbewegung der Grille
(Zeitmarke 100 ms; Darstellung wie Abb. 21).

Trotz der leichten Drehbewegung, die das Tier ausführt, garantiert der richtige Flügelandruck eine konstante Schließgeschwindikeit und damit gute Lautproduktion. Wie beim Lockgesang sieht man zunehmende Silbenintervalle und Silbendauer durch weiteres Einwärtsstreichen.
Beim RG sind nach Läsionen ähnliche Veränderungen zu beobachten. Es treten auch hier Ausfälle der einzelnen Silben auf. Allerdings ist zu bemerken, daß der RG seltener zu beobachten ist und in der Aufnahmeapparatur meist ausgelöst werden mußte. Auch sollte der RG im gesamten Verhaltenskontext betrachtet werden: oft läuft das Tier umher; ein rhythmisches Körperzittern kann dem RG vorausgehen und hält auch während der Schallproduktion an. Fühlerpeitschen oder andere Bewegungen sind zu beobachten. Daher ist es nicht verwunderlich, daß gelegentlich auch beim RG eines intakten Tieres ein Silbenausfall vorkommt (vgl. Innenmoser, 1974).

Werbegesang

Abb. 25 und 26 zeigen Beispiele für den Werbegesang (WG). Hauptsilben oder Zicklaute können deutlich von den Zwischensilben unterschieden werden. Die Zwischensilben sind rhythmische Bewegungen der Flügel mit geringer Amplitude.
Bei den Zicklauten ist die Schließgeschwindigkeit 2 - 3 mal so groß wie beim Lockgesang. Dies wird durch sehr präzise Synchronie aller Schließermuskeln (incl. deren motorische Einheiten) erreicht (Kutsch, 1969). Die Lautstärke der Zicklaute ist selbst beim intaken Tier recht variabel. Nach Ausschaltung der cubitalen campaniformen Sensillen sieht man, ähnlich wie beim Rivalen- und Lockgesang, Ausfälle im Bewegungsmuster.

Abb. 26 zeigt den Werbegesang in zeitlich gedehnter Form. Verglichen mit dem intakten Tier (Abb. 25 a und 26 a) zeigen beidseitig operierte Tiere deutlich Zicklaut-Ausfälle (Pfeil). Die Zwischensilben scheinen dagegen kaum betroffen zu sein.
Wie beim Rivalengesang, muß jedoch der Verhaltenskontext berücksichtigt werden. Es treten Antennenkontakt oder Such- und Tastbewegungen auf, die eine quantitative Untersuchung dieser Veränderungen erschweren.

Qualitativ sind beim Rivalengesang und beim Werbegesang die gleichen Veränderungen wie beim Lockgesang zu beobachten.

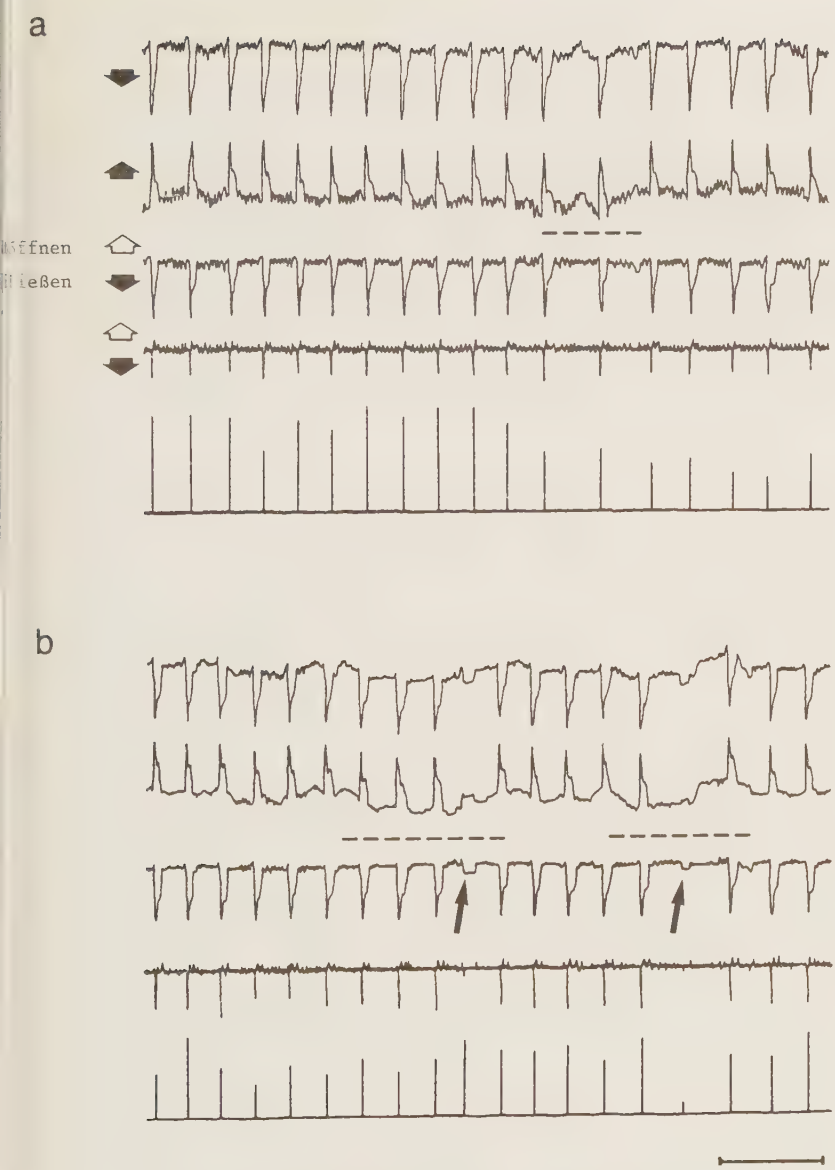

Abb. 25
Mechanogramm des Werbegesangs von G. campestris;
a intaktes ; b beidseitig operiertes Tier
Pfeil: Ausfall des "Zick"-Lautes
-----: leichte Drehbewegung der Grille
(Zeitmarke 1 s; Darstellung wie Abb. 21).

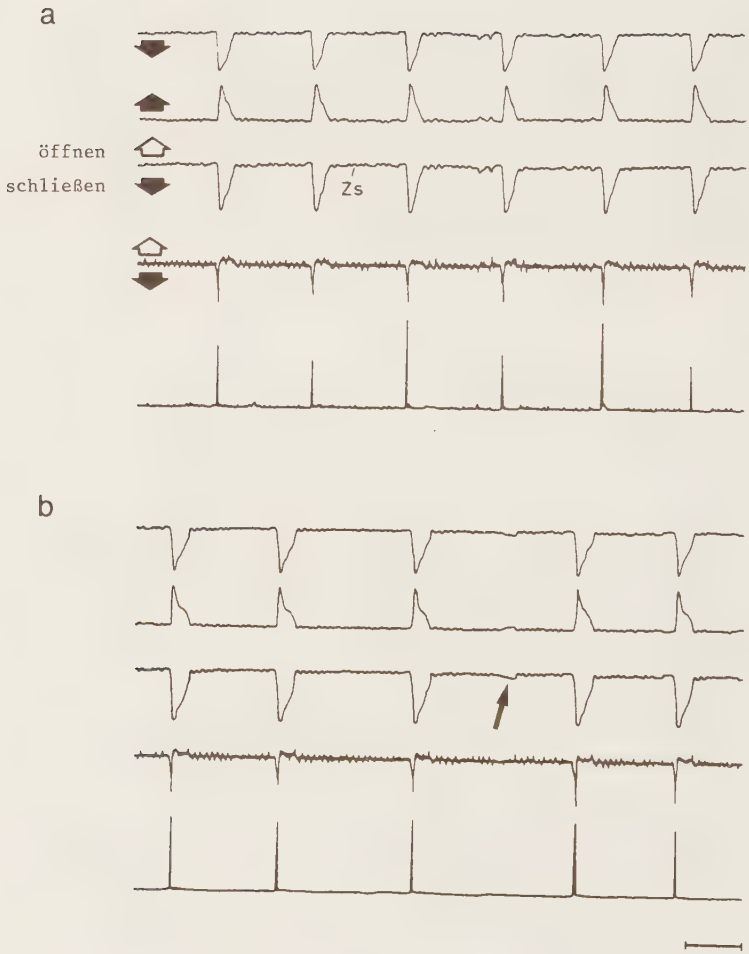

Abb. 26
Mechanogramm des Werbegesangs von G. campestris;
a intaktes ; b beidseitig operiertes Tier
Pfeil: Ausfall des "Zick"-Lautes; Zs : Zwischensilben
(Zeitmarke 200 ms; Darstellung wie Abb. 21).

4.2.3 EMG-Registrierung während der Stridulation

Die beiden im vorigen Abschnitt erhobenen Befunde, daß Silbenausfälle durch fehlende Schließbewegungen und Störungen im Silbenaufbau durch Änderungen der Schließgeschwindigkeit verursacht werden, könnten sich auch in korrespondierenden Änderungen im Aktivitäsmuster der Schließ- und Öffnungsmuskeln wiederspiegen. Elektromyogramme aus den großen Flügel Auf- bzw. Abschlag-Muskeln, die hauptsächlich für die Ein- und Auswärtsbewegungen bei der Stridulation verantwortlich sind (vl. Kutsch 1969, Innenmoser 1974, Weber 1974), sollten aufdecken, ob die Bewegungsausfälle auf Aussetzer im zentral generierten, neuromotorischen Stridulationsmuster zurückzuführen sind.

4.2.3.1 Methode

Die Tiere wurden vorsichtig mit Plastilin festgelegt, so daß der Pleuralbereich des Mesothorax frei lag. Im oberen Drittel des Epimerums wurden, durch eine Minutiennadel vorgebohrt, die differenten, bis auf den blanken Querschnittt isolierten 30 µm-Stahlelektroden eingeführt und mit einem Tröpfchen Wachs-Kollophoniumgemisch (2:1) auf der Kutikula befestigt. Auf diese Weise wurden je zwei Elektroden in den Remotor coxae (M90) und den Subalare (M99) implantiert (Kutsch, 1969). Die indifferente Elektrode, ein an der Spitze 1-2 mm entisolierter 30 µm-Stahldraht, wurde im 4ten bzw. 5ten Abdominalsegment durch die Intersegmentalmembran geschoben und flach befestigt. Die registrierten Muskelpotentiale wurden verstärkt und selektiv gespeichert (Racal Store D7, FM, bei einer Geschwindigkeit von 9,75 cm/sec). Die Grillenmännchen wurden in ihrer gewohnten Umgebung gehalten (Gläser 8cm Durchmesser, 9 cm hoch; Boden mit Torf bedeckt). Wie bereits früher gefunden (Huber, 1965), lassen sich die Tiere durch diese chronisch implantierten Elektroden nicht in ihrem Singverhalten stören; selbst die circadiane Singrhythmik bleibt weiter bestehen (vgl. dazu Wiedenmann, 1984).

4.2.3.2 Ergebnisse

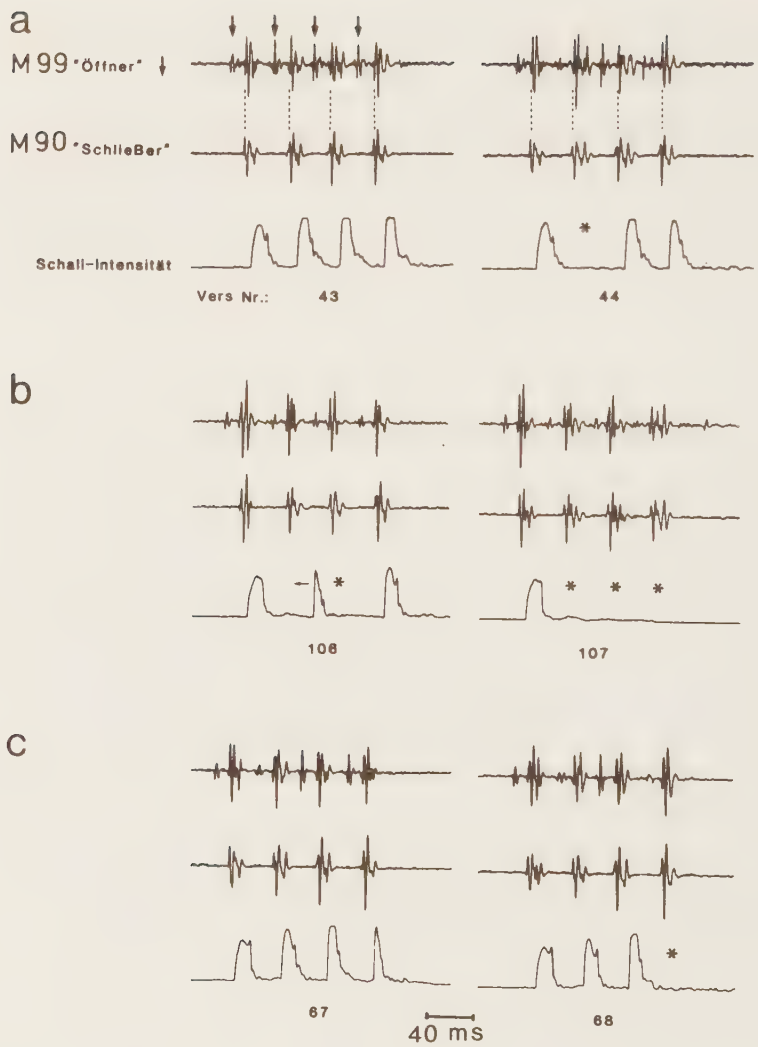

Abb. 27
Elektromyogramme der öffner- (M 99, Pfeil) und Schließermuskeln (M 90); es wurden jeweils aufeinanderfolgende, viersilbige Lockgesangsverse von G. bimaculatus ausgewählt, die aus einer längeren Lockgesangspassage stammten; dritte Spur: gleichgerichtetes Schallsignal;
Stern: Silbenausfall; (a,b,c s.Text)

Die bei vier Männchen der Art G. bimaculatus registrierten EMG´s und die dazu gehörenden Laute brachten qualitativ den überraschenden Befund, daß Silbenausfälle nach dem proximalen Durchtrennen der Cubitalnerven nicht auf fehlender Ansteuerung der Schließermuskeln beruhen (vgl. Abb. 27 a mit b und c). Folgende Aussagen können gemacht werden: Lockgesangsverse von Männchen ohne Information aus ihren cubitalen campaniformen Sensillen zeigen im zeitlichen Einsatz der Muskeln 90 und 99 eine gute Übereinstimmung mit Männchen, deren Flügelsensorik intakt war (vgl. Kutsch 1969, Innenmoser 1974, Weber 1974). Der Schließmuskel (M 90) wird ca. 6-7 ms vor Beginn des Silbenlautes aktiviert. Die Zeit bis zur Ausbildung der Kontraktion und bis zur Aktivierung der Flügelmechanik (Schlupf) bedingen diese Zeitdifferenz. Es können dabei, wie beim intakten Tier, mehrere motorische Einheiten zum Einsatz kommen. Alternierend mit dem Schließermuskel (M 90) arbeitet der Öffnermuskel (M 99), in dem Registrierbeispiel der Abb. 27 a durch Pfeile markiert. Auf der Spur des Öffnermuskelpotentials ist durch Einstreu auch das Schließermuskelpotential mit aufgezeichnet. Ein solcher Einstreu läßt sich wegen der engen Nachbarschaft der beiden Muskeln oft nicht vermeiden. In den Registrierbeispielen mit Silbenausfällen (fehlende Silbenlaute sind durch einen Stern angedeutet) läßt das EMG der beiden Muskeln keine gesetzmäßige Änderung erkennen, d.h. die Neuromotorik produziert jeweils einen viersilbigen Vers.

Obwohl das viersilbige Muster der Remotorpotentiale in Abb. 27 a (Vers Nr. 44) unverändert scheint, zeigt die Schallaufzeichnung nur drei Silben; der Laut der 2. Silbe ist ausgefallen. Vers 106 (Abb. 27 b, links) zeigt eine Abweichung vom 30 Hz-Rhythmus im Schallmuster. Der Schall fällt zeitlich zwischen die 2. und 3. Silbe; die 3. Silbe fällt aus, obwohl der Remotor korrekt aktiviert worden war. Es wird vermutet, daß hier durch Verhaken der Flügel zu Beginn dieser Silbe kein Laut produziert werden konnte. Solche in 3-4% der Verse auftretenden zeitlichen Veränderungen im Versmuster müssen für den Empfänger besonders unattraktiv wirken (Thorson et al., 1982).

Es kann weiter gezeigt werden, daß "dreisilbige Verse" während stabiler Phasen des Lockgesangs pathologische viersilbige Verse sind, bei welchen die erste oder, wie in Abb. 27 c rechts (Vers 68), die letzte Silbe ausgefallen ist.

Die Analyse der EMG´s müßte noch vervollständigt und durch weitere Ableitungen erweitert werden, ehe man sichere Aussagen darüber machen kann, ob Schließ- und Öffnermuskeln vor oder nach einem Silbenausfall stärker oder

schwächer aktiviert werden. Die wenigen Registrierbeispiele zeigen aber bereits, daß das Entladungsmuster der Einheiten vor, während und nach einem Silbenausfall kaum geändert ist.

Kleine zeitliche Veränderungen, z.B. im Rhythmus der M90-Potentiale, müßten sich in den Joint-Intervall-Histogrammen entdecken lassen.
Deshalb wurde die Abfolge der Muskelpotentiale des M90 (zusammen mit dem Schall, wie in 4.2.1.1) über einen Fensterdiskriminator getriggert in den Rechner (PDP 11/40) eingegeben und von jeweils 1minütigen Gesangsstücken ein Joint-Intervall-Histogramm erstellt.

Abb. 28 a zeigt, wie präzise die neuromotorische Ansteuerung des Schließers beim operierten Tier erhalten bleibt (vgl. auch J-I-Histogramme intakter Tiere, G. campestris, Weber, 1974). Betrachtet man die Abstände der aus diesem Motormuster resultierenden Schallereignisse (Abb. 28 b) erkennt man, daß die Silbenintervalle auf der Lautebene, sehr viel stärker streuen; es treten lange Silbenintervalle auf, verursacht durch Silbenausfälle im Vers (Pfeile).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß in Versen mit ausgefallenen Silbenlauten keine gesetzmäßigen Veränderungen im Entladungsmuster von M90 und M99 zu beobachten sind.
Die durch die Bewegungsaufzeichnung (vgl. 4.2.2) festgestellten Bewegungsabbrüche sind demnach nicht auf Ausfälle der neuronalen Aktivierung des Schließermuskels M90 zurückzuführen. Das bedeutet, daß der zentrale Mustergenerator, der in den thorakalen Ganglien vermutet wird (Bentley 1969, Kutsch & Otto 1969), nach Ausschaltung der cubitalen campaniformen Sensillen außer in der Versrate nicht nachweisbar in seiner Rhythmik beeinflußt wird. Diese Aussage basiert auf den Ableitungen der wichtigsten, aber nicht aller Schließ- und Öffnungsmuskeln. Ob sich die Synchronisierung im Detail ändert, muß vorerst offen bleiben. Insbesondere fehlen EMG´s (möglichst gleichzeitige, beidseitige Ableitungen) von den kleinen Flügelanstellmuskeln, z.B. dem Pleuralgelenkmuskel M 85 oder auch von dem zum Prothorax ziehende M 58. Von ihnen wird angenommen, daß ihre Kontraktion den Anstellwinkel der Flügel verändert.

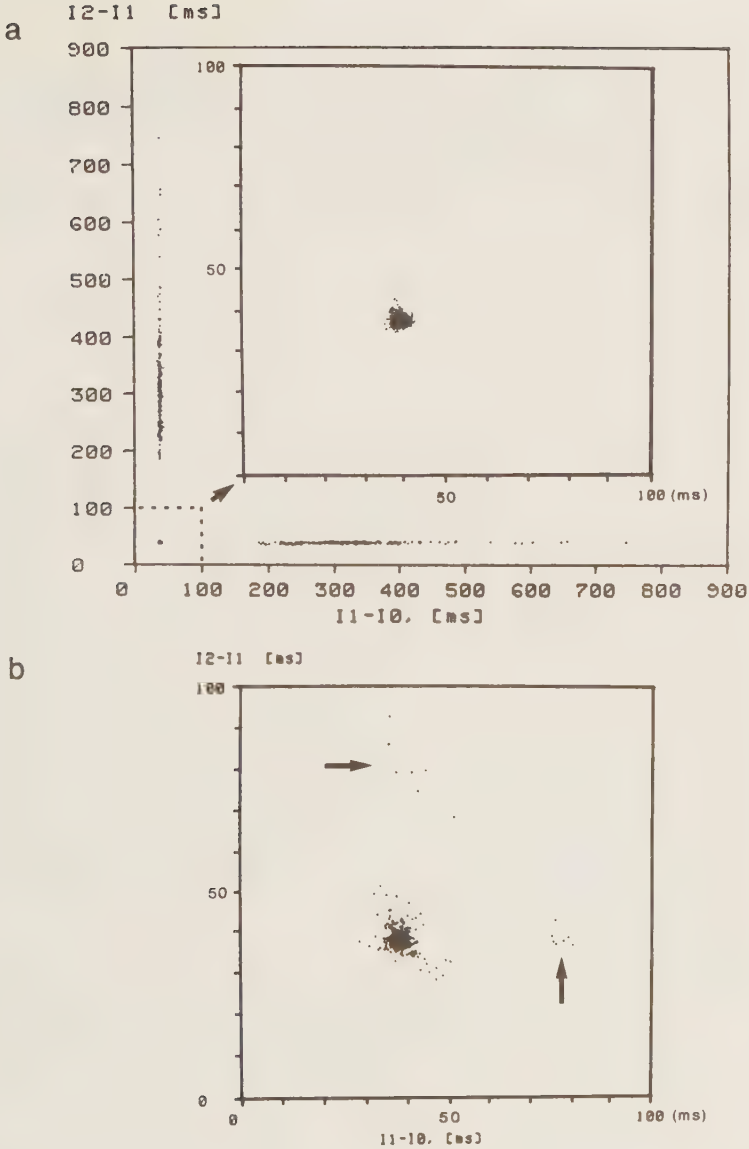

Abb. 28
Joint-Intervall-Histogramme
a Silbenintervalle: Schließermuskel
b Silbenintervalle des zu a gehörenden Gesangsstückes (1 min).
Pfeile in b: Silbenausfälle; I0 bis I2 aufeinanderfolgende Silbenintervalle

4.2.4 Frequenzspektren

Schon bei der quantitativen Analyse der Gesänge war aufgefallen, daß die Läsionsgesänge leiser waren und sich für unser Ohr gelegentlich etwas "kratziger" (geräuschhafter) anhörten.
Daher wurde untersucht, in welchem Umfang die Frequenzspektren verändert sind.

4.2.4.1 Methode

Lock- und Werbegesänge von Rechts- und Linksgeigern (durch Operation) wurden in gleicher Weise aufgezeichnet wie in Kap. 4.2.1.2, jedoch mit einer Bandgeschwindigkeit von 38 cm/sec.

Die Lockgesänge wurden viermal verlangsamt in einen Frequenzanalysator (UA - 500 A NSC Nicolet Scientific Corporation) eingegeben.

Um den Vergleich der verschiedenen Gesangsstücke untereinander zu erleichtern, wurde das Eingangssignal so eingestellt, daß die lauteste Stelle eine Spannung von 2 Volt peak zu peak erreichte.
Sonagramme und Frequenz-Intensitätsspektren (FI-Spektren) wurden erstellt. Bei den Sonagrammen (bis 16 kHz) ist die Intensität als Schwärzung kodiert. Bei den FI-Spektren (bis 20 kHz) erstellt das Gerät Frequenzanalysen über jeweils eine Dauer von 25 ms (100 ms Zeitfenster, 4 x verlangsamt) und mittelt dann über 1024 solcher Kurzzeitspektren. Ein Spektrum enthält daher ca. eine halbe Minute Gesang. Die Frequenzanalyse einzelner Silben mit hoher Auflösung (z.B für Zicklaut beim Werbegesang oder Schließ- und Öffnungslaut beim Linksgeiger) wurde mit einem Prozessrechner PDP 11/40 durchgeführt. Das vom Band abgespielte Schallsignal wurde mit 40 kHz Abtastrate AD-gewandelt, fourier-analysiert (Programm SPARTA), und die resultierenden Spektren graphisch dargestellt (Calcomp 1012).

4.2.4.2 Ergebnisse

Zur Erstellung der Sonagramme mußte man bei beidseitig operierten Tieren das Eingangssignal um 3- 5 dB verstärken (Läsionsgesang 3-5 dB leiser). Abb. 29 a und Abb. 30 a zeigt in der oberen Spur fünf- bzw. viersilbigen Lockgesang eines intakten Tieres. Bei 4,5 kHz liegt, wie die stärkere Schwärzung dort anzeigt, die Trägerfrequenz und darüber die energieärmere 2. und 3. Harmonische bei 9-10 und 14-15 kHz.

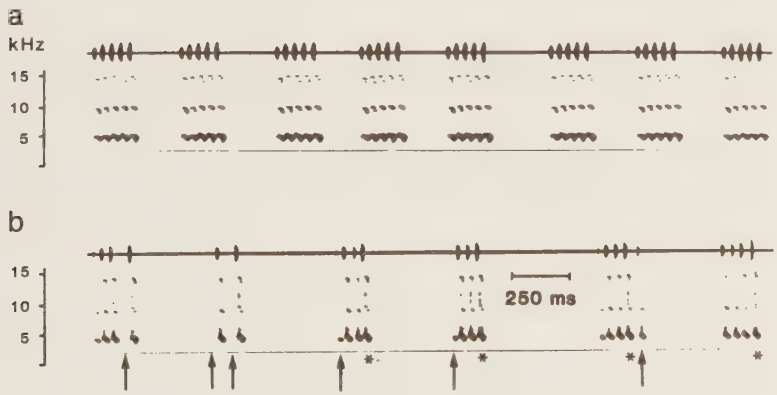

Abb. 29
Sonagramme von Lockgesangspassagen (C. campestris, vgl.Abb. 14; Tier Nr.5)
a intaktes Tier ; b CCS beidseitig ausgeschaltet;
Pfeile: unvollständige Silben oder Silbenausfälle;
Stern: Silben mit geräuschhaftem Spektrum

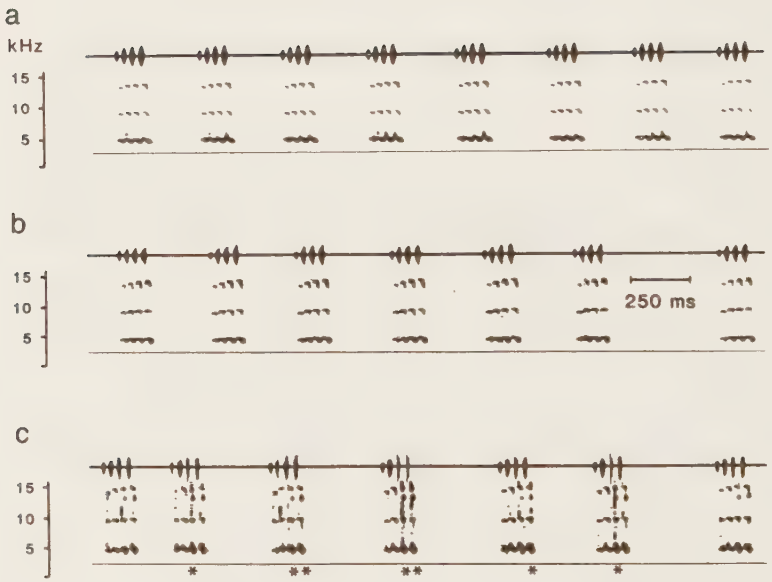

Abb. 30
Sonagramme von Lockgesangspassagen (G. campestris, Tier Nr. 6)
a intaktes Tier; b CCS rechts ausgeschaltet; c CCS beidseitig ausgeschaltet;
Stern: Silben mit stark geräuschhaftem Spektrum

Lockgesangsausschnitte nach einseitiger Ausschaltung der cubitalen campaniformen Sensillen sind in Abb. 30 b, nach beidseitiger Ausschaltung in den Abb. 29 b und 30 c wiedergegeben. Nach einseitiger Läsion sieht man kaum Unterschiede zum Sonagramm des intakten Tieres. Dagegen sind nach beidseitiger Ausschaltung Teile der Frequenzspektren verbreitert und zwischen Trägerfrequenz und Harmonischen zusätzlich Banden eingelagert (Abb 29 b, Abb. 30 c, Stern). Dies gilt insbesondere bei plötzlich abgebrochenen Silben.
Die Verbreiterung und die Zunahme von Zwischenbanden ist vermutlich der Grund, warum die Gesänge operierter Tiere geräuschhafter klingen.

Die Frequenz-Intensitätspektren haben eine höhere Auflösung; so lassen sich die Gipfel der Trägerfrequenz genauer bestimmen (vgl. Tab 5). Abb. 31 zeigt dazu ein Beispiel.

In Abb. 31 c sieht man die gleiche Tendenz wie in den Sonagrammen. Der indifferente Hintergrund (Rauschen) ist angestiegen; besonders die Frequenzen zwischen 5 und 8 kHz sind im Vergeich zu den Banden von 10 - 13 kHz stärker ausgeprägt (vgl. Abb. 31 a mit c). Die Trägerfrequenz ist nach beidseitiger Ausschaltung um 160 Hz vermindert (vgl. Tab. 5; Tier 6).

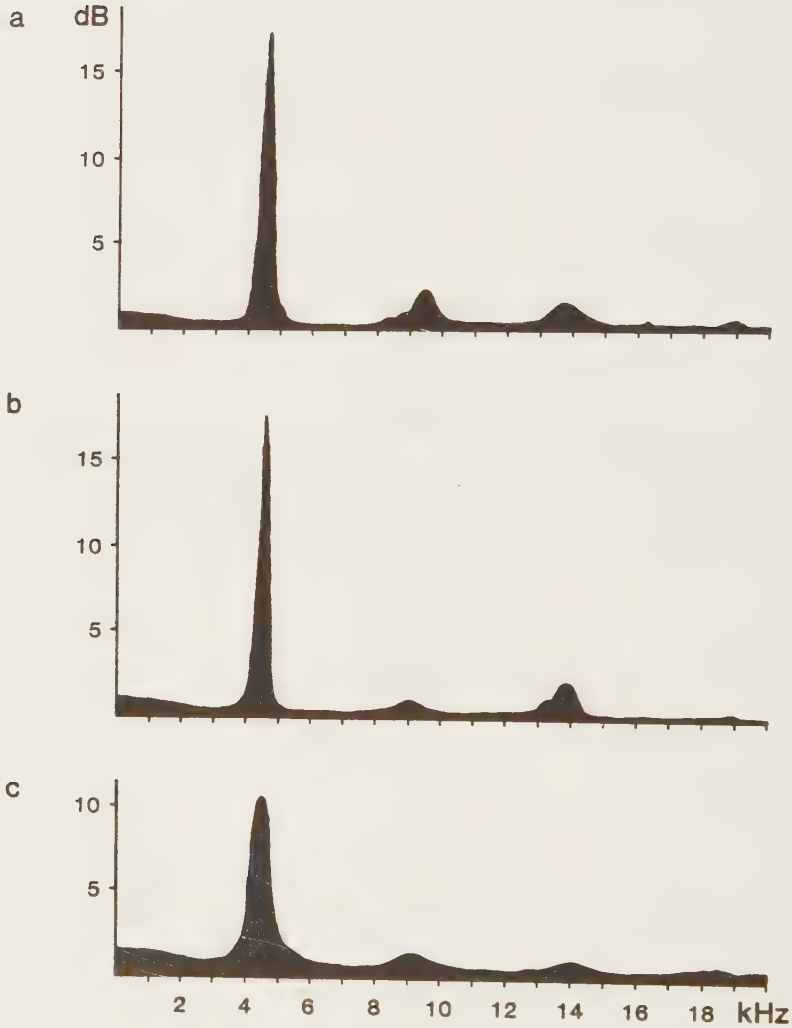

Abb. 31
Frequenz-Intensitätsspektrum von jeweils ca. 30 sec. Lockgesang
a vor der Operation, b beim einseitig und c beim beidseitig operierten Tier.

Der Spektrumanalysator erlaubt, die Frequenz und die relative Intensität an beliebigen Stellen des aktuellen Spektrums genau zu bestimmen. Tab. 5 zeigt solche Werte für die Trägerfrequenz von 8 Tieren vor und nach Ausschaltexperimenten.

Tab. 5 Frequenz und relative Intensität der ersten Harmonischen beim stabilen Lockgesang

TierNr. G. campestris	intakt kHz	dB	einseitig R/L kHz	dB	beidseitig kHz	dB
3	4,48	19,1	4,52	14,1 (L)	4,4	8,8
4	4,52	10,5	4,52	12,2 (L)	4,4	6,3
5	5,3	15,5	4,8	11,5 (R)	4,68	10,2
6	4,68	17,3	4,6	17,6 (R)	4,52	10,6
9	4,8	20,6	4,2	20,3 (L)	4,4	18,3
Mittelwert:	**4,76**	**16,6**			**4,48**	**10,8**
Standard - abweichung:	0,33	3,9			0,12	4,5
Differenz: (intakt - beidseitig)	-290 Hz (min -80; max -620 Hz; N=5) -5,8 dB (min -2,3; max -10,3 dB; N=5)					
G.bimaculatus						
0	5,0	19,3			4,92	18,6
10	5,13	26,7			5,04	17,3
12	5,08	29,1			5,52	16,9

Wie in Tab. 5 gezeigt, ist die Trägerfrequenz um durchschnittlich 300 Hz vermindert (Streubereich: 80 bis 620 Hz; 5 Tiere). Die Intensität in der Grundharmonischen ist um durchschnittlich 6 dB herabgesetzt. Da am Gerät gleiche Eingangsintensitäten eingestellt waren,bedeutet dies, daß das Rauschen um 6 dB zugenommen hat.

Abb. 32 a zeigt einen mit 40 kHz abgetasteten Vers eines intakten Tieres und desselben beidseitig operierten Tieres Abb. 32 b in dreidimensionaler Darstellung. Dabei sind die Frequenzen gegen ihre prozentualen Anteile aufgetragen.

Beim intakten Tier ist das Band um die Trägerfrequenz sehr schmal und liegt zwischen 4,6 und 5 kHz. Beim Läsionsgesang sieht man, daß neben einer Verbreiterung dieses Bandes eine leichte Frequenzerniedrigung (besonders bei der 2. und 3. Silbe) erfolgt. Unterschiede in Intensität und Frequenz gibt es, wie zu erwarten, besonders bei der abgerissenen ersten und vierten Silbe. Anteile der Trägerfrequenz sind reduziert.

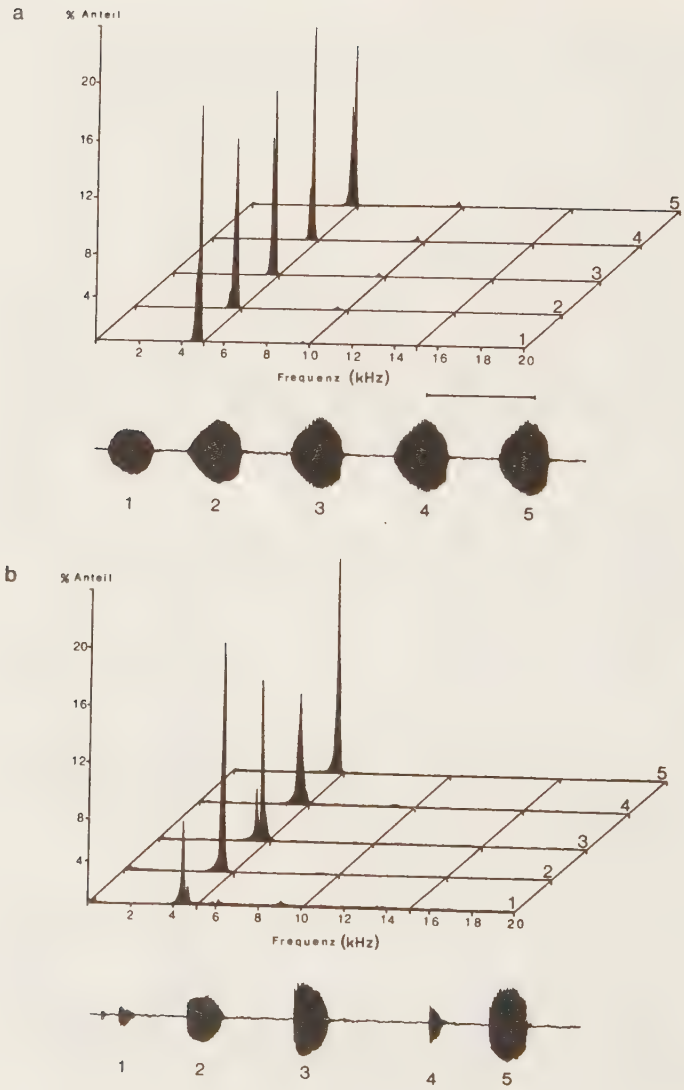

Abb. 32
Frequenz-Intensitätsspektren von jeweils 5 Silben eines mit 40 kHz abgetasteten Verses
a intakter Gesang; b Läsionsgesang (Zeitmarke 40 ms)

Damit wirkt sich der Ausfall der cubitalen campaniformen Sensillen (a) in einer Erniedrigung der Trägerfrequenz (MW: 300Hz), (b) in einem Verlust an Intensität und (c) in einer leichten Zunahme nicht-harmonischer Anteile (Rauschen).

4.2.5 Extrazelluläre Ableitung vom Cubitalnerven

Da nachgewiesen ist, daß eine Ausschaltung der cubitalen campaniformen Sensillen die Mechanik der Singbewegung und das Lautmuster beeinflußt, soll nun auch der Versuch unternommen werden, während der Stridulation Signale aus dem Cubitalnerven aufzuzeichnen, die möglicherweise von diesen Sensillen stammen. Gelingt dies, so soll versucht werden, diese Signale mit den Flügelbewegungen zu korrelieren.

4.2.5.1 Methode

Mit einer Minutiennadel wurde von dorsal vorsichtig ein kleines Loch auf der Cubitalader im Bereich der CCS vorgebohrt. Die Tiere waren mit Plastilin festgelegt. Als Ableitelektroden wurde ein bis auf den blanken Querschnitt isolierter Kupfer- bzw. Stahldraht (Durchmesser 20 oder 30 µm) eingeführt und festgewachst. Die indifferente Elektrode wurde anfangs durch das Pronotum in den Mesothorax eingeführt, später wie bei der Muskelableitung im 4ten bzw. 5ten Abdominalsegment flach durch die Intersegmentalmembran geschoben und befestigt.
Noch günstiger, weil weniger störanfällig, waren Ableitungen, bei denen beide Elektroden auf dem Flügel medial und lateral der Cubitalader positioniert waren. Bei dieser Anordnung konnte der Einstreu von Muskelpotentialen beträchtlich vermindert werden; außerdem gab es keine Gefahr von Cubitalnervverletzungen, wie das beim Einführen der Elektroden direkt in die Ader der Fall ist.
Die Ableitelektroden wurden auf dem Analfeld zusätzlich befestigt, um die Einstichstellen von Zug zu entlasten. Die Drähte wurden schließlich auf dem Pronotum festgewachst und zur Meßeinrichtung geführt. Selbst mit 4 auf einem Flügel montierten Elektroden war die Bewegungsfreiheit der Flügel beim Zirpen nicht gestört. Die Signale der Flügelelektroden und der Lockgesang der unbehindert singenden Tiere wurden auf Band gespeichert und auf einem Speicheroszillographen sowie einem Schreiber dargestellt.

4.2.5.2 Ergebnisse

Bei zahlreichen Cubitalnervableitungen von ausdauernden Sängern (Gryllus campestris; Anzahl 15), streuten Muskelpotentiale während des Lockgesangs ein (Abb. 33, Abb. 35 b).
Dies hatte jedoch den Vorteil, daß erstens schnellere Potentialschwankungen von den langsameren der Muskeln zu unterscheiden waren (vg. Abb. 35 b), zweitens konnten die Zeitbeziehungen solcher Potentiale zum Laut und den Muskelpotentialen aufgestellt werden.
Waren die Elektroden direkt in die Cubitalader vorgeschoben, so wurde gelegentlich pathologischer Gesang, wie in den oben beschriebenen Ausschaltversuchen, beobachtet. Bei einer Ableitung aus beiden Cubitaladern (linker Flügel und rechter Flügel) kam es zu vollständigen Silbenausfällen (Abb. 33; 2. und 4. Silbe). Hier ist zu vermuten, daß der in die Ader vorgeschobene Draht auch die campaniformen Sensillen verletzt hatte.

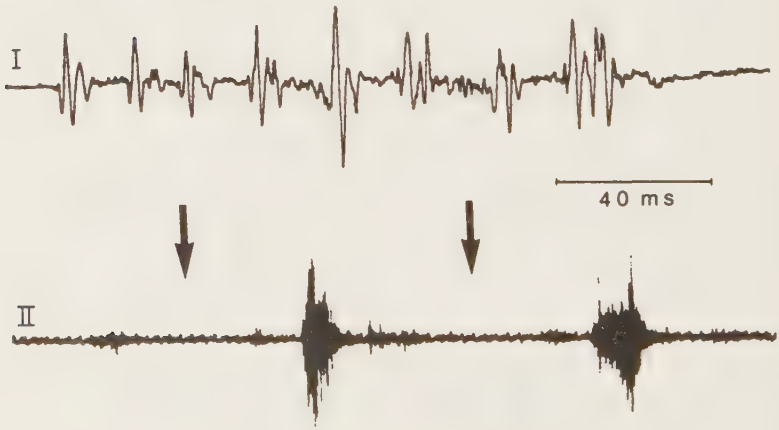

Abb. 33
Fünfsilbiger Vers, bei dem die zweite und vierte Silbe ausgefallen sind (Pfeil
Die erste Silbe ist nur schwach angedeutet
I Extrazelluläre Ableitung aus dem Cubitalnerven;
II Lautspur

Das Ableitbeispiel in Abb. 33 zeigt Aktivität aus der Region des Cubitalnervs, die allerdings vermutlich vollständig dem Einstreu von Öffner- und Schließermuskelaktivität zuzusprechen ist. Hierfür sprechen neben den Zeitbeziehungen auch die typischen Amplituden- und Zeitverläufe der registrierten Potentiale. Erneut wird bestätigt, daß die neuromuskuläre Organisation des Verses unbeeinflußt blieb.

Aussagekräftiger sind die in den Abb. 34 und 35 gezeigten Registrierbeispiele, mit den Ableitelektroden links und rechts der Cubitalader. Da hier der Cubitalnerv vermutlich selbst unverletzt blieb, sind die Signale nicht eindeutig nur den cubitalen campaniformen Sensillen zuzuordnen; sie könnten auch von einigen der 70 Fasern stammen, deren Sinneszellen weiter distal auf dem Flügel liegen.

Bei 5 Versuchstieren wurden Gruppen mit bis zu 20 nadelförmigen Impulsen registriert, die meist kürzer als 1 ms waren (vgl. Abb. 34). Diese bursts waren häufig mit schlechten Silbenlauten korreliert und traten während oder gegen Ende der Schließphase auf.

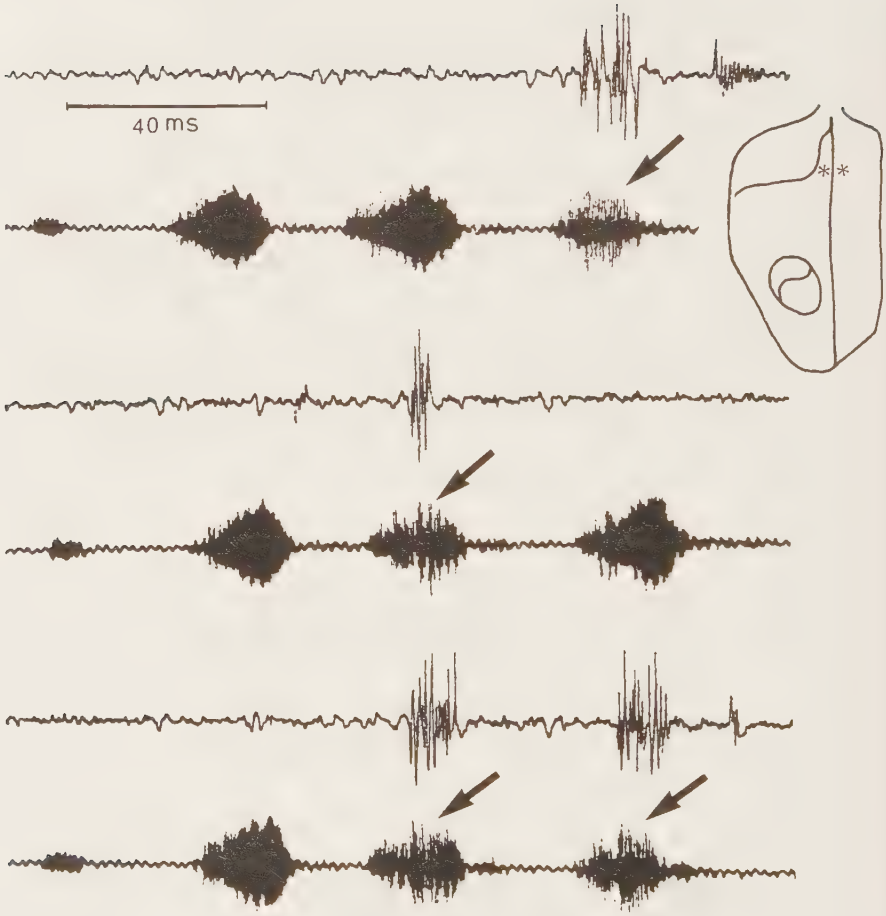

Abb. 34
Extrazelluläre Ableitung aus der Cubitalader (jeweils in der oberen Spur), darunter sind die jeweils zugehörende Lautspuren dargestellt;
Pfeil: fehlerhafte Silben;
Einschaltbild: * Lage der Ableitelektroden

Bei drei Versuchen wurden einzelne Impulse von Nadelform (Spikes?) beobachtet, die kürzer als 1 ms waren (Abb. 35 a und b). Auch sie traten während oder gegen Ende der Schließphase auf. Die den Impulsen folgenden Schwankungen in Abb. 35 a könnten repetierende Entladungen sein; man kann jedoch auch Bewegungsartefakte nicht völlig ausschließen.

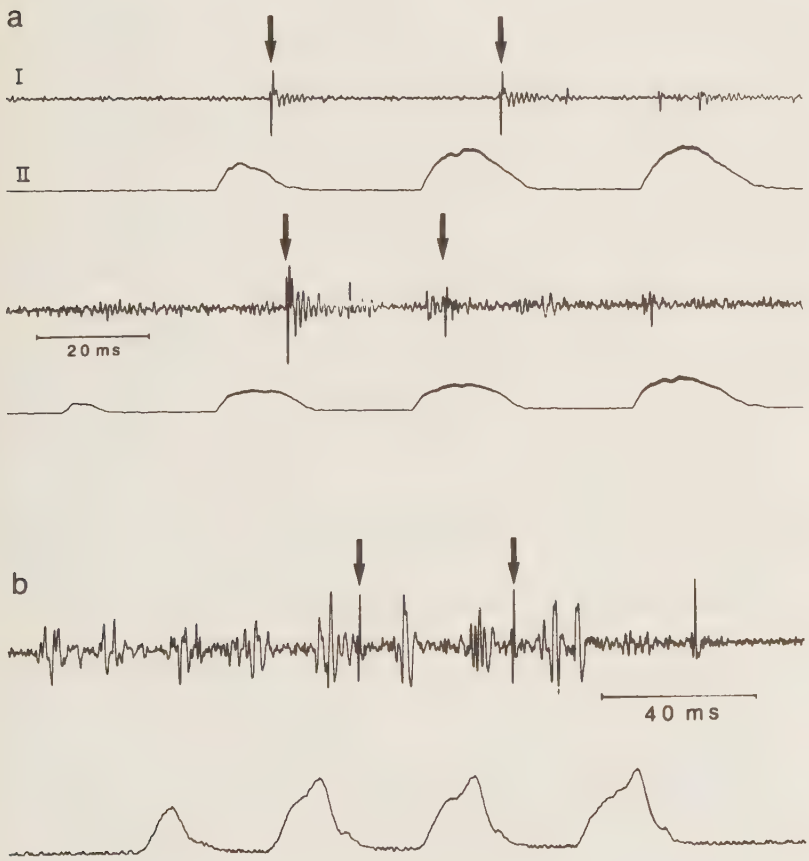

Abb. 35
Extrazelluläre Ableitung aus der Cubitalader (Spur I)
Spur II: gleichgerichtetes Schallsignal;
Pfeil kennzeichnet schnelle Einzelimpulse
a Elektroden im rechten und linken Flügel;
b indifferente Elektrode im Abdomen

Diese als Vorversuche zu wertende Ableitungen zeigen, daß es möglich ist, beim singenden Tier sensorische Aktivitäten aus dem Flügel zu erfassen. Die registrieren Impulse, die nicht mit absoluter Sicherheit von den cubitalen campaniformen Sensillen stammen müssen, werden im Zusammenhang mit dem zeitlichen Einsatz des Flügelstreckrezeptors weiter unten diskutiert.

4.2.6 Gesänge und Flügelbewegungen von künstlich erzeugten Linksgeigern

Männchen der Art Gryllus campestris zirpen fast ausschließlich als Rechtsgeiger, d. h. der rechte Deckflügel liegt oben und dadurch wird die rechte Schrilleiste von der linken Schrillkante überstrichen. Nur sehr selten werden im Freiland oder in Zuchten echte Linksgeiger beobachtet, die mit dem linken Flügel über dem rechten zirpen (vgl. Stärk, 1958).

Schon Regen beschrieb 1903 ein auffälliges Verhalten von Grillen (sinngemäß): Wird ein Wassertropfen zwischen die in Singstellung gehaltenen Flügel eines Grillenmännchens gebracht, so stolziert das Tier hochbeinig, reibt mit den Tarsen der Hinterbeine über die Vorderfügel und hält diese seitlich weit abgespreizt. Bei diesem Flügelspreizen kommt es vor, daß das Tier die Flügel beim Schließen vertauscht und der linke über dem rechten Vorderflügel zu liegen kommt. Gelegentlich singt ein Grillenmännchen auch in dieser atypischen Links -über Rechtsposition.
Elliott und Koch (1983) benutzten diese Wassertropfenmethode, um die für das Tier maximal mögliche Flügelöffnung zu kalibrieren. Die dabei und auch bei der Ausschaltung der inneren Haarfelder entstandenen Linksgeiger tauschten die Flügel meist schon nach wenigen Sekunden in die Normallage zurück. Es stellt sich nun zwangsläufig die Frage nach einem Zusammenhang zwischen den Cubitalnervläsionen und der Veränderung der Flügellage.

Insgesamt wurden bei der ersten Serie von Ausschaltexperimenten drei von 12 Männchen (G. campestris) zu permanenten Linksgeigern, d. h. sie blieben nach beidseitiger Ausschaltung der CCS in der dann bevorzugten Position linker über rechter Flügel. Bei zweien davon konnte ich beobachten, wie ein Flügelspreizverhalten dem Vertauschen voranging (einmal gleich nach der Durchtrennung; im zweiten Fall erst 24 Stunden nach der Läsion).
In allen folgenden Experimenten, bei der quantitativen Analyse der Störungen im Lockgesang (vgl. 4.1.2.2) und auch bei den Bewegungsmessungen (vgl. 4.2.2; insgesamt 25 Tiere) wurde nur in einem Fall Flügeltauschen

beobachtet, wobei das Tier nach 12 Stunden wieder seine normale Flügelposition (links über rechts) eingenommen hatte.

Wenn die campaniformen Sensillen einen wesentlichen Einfluss auf das Detektieren der Flügelposition haben, so sollte nach Ausschaltung beider Felder eine künstlich beigebrachte Links- über Rechtslage nicht oder seltener erkannt und nicht immer rückgetauscht werden. Bei 8 Versuchstieren (G. campestris), deren beide Cubitalnerven jeweils durchtrennt waren, wurden die Flügel vorsichtig mit einem weichen Haarpinsel in die L/R Lage gebracht. In weniger als 15 min hatten alle singwilligen Männchen mit Singversuchen begonnen und dabei sofort ihre Flügel rückgetauscht.

In weiteren Versuchen wurden schließlich die Cubitalnerven bei 50 Männchen (G. bimaculatus, Zypern) mit der heißen Lötspitze oder aber wie anfänglich mit der Minutiennadel durchstochen. Während der dreiwöchigen täglichen Kontrolle war kein Linksgeiger zu verzeichnen.

Die cubitalen campaniformen Sensillen als alleinige Meßfühler der Flügellage scheiden nach diesen Versuchen aus. Sie sind also für die bei Grillen zu beobachtende Rechts-über-Linkslage der Vorderflügel nicht allein verantwortlich.

Das Auftreten permanenter Linksgeiger gab nun erstmals Anlaß, die Gesänge (zeitliches Muster und Frequenzspektren) und die Flügelbewegungen aufzuzeichnen und zu analysieren.

4.2.6.1 Flügelbewegungen beim Linksgeiger

Besonderheiten im Lockgesang bei operierten Linksgeigern sind in Abb. 36 a bis d beispielhaft dargestellt. Häufig wird Schall bei der Öffnungsbewegung produziert (Abb. 36 a; Stern), die Schließgeschwindigkeit ist hoch. In Dauer und Frequenz veränderter Schall mit sehr spitzen Silben sind die Regel. Wie beim operierten Rechtsgeiger kommt es auch hier zu Bewegungsausfällen (Abb. 36 b, 2. Silbe fällt aus). Dazu kommt ein Verhaken der Flügel beim öffnen (Abb. 36 c u. d, Pfeil), das beim rechts-über-links singenden Tier nie beobachtet wurde.

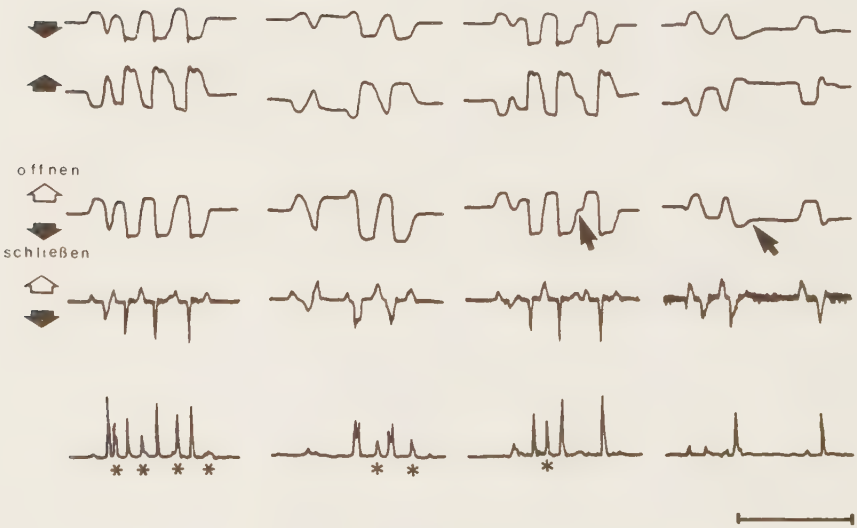

Abb. 36
Mechanogramme eines Lockgesang singenden permanenten Linksgeigers (G.campestris)
Pfeile: Bewegungsstop bei der Flügelöffnung
Stern: Laut bei der Flügelöffnung; (Zeitmarke 100 ms)
(Darstellung wie Abb. 21)

Abb. 37 zeigt Rivalengesang eines Linksgeigers, der auch Schall bei der Öffnungsbewegung produziert. Zudem stoppen die Flügel beim Öffnen zur letzten Silbe kurz (Pfeil). Insgesamt ist die Flügelbewegung atypisch: Schnelleren Einwärts- folgen langsamere Auswärtsbewegungen. Das führt wie beim Lockgesang zu leisen, kurz abgehackten Silben.

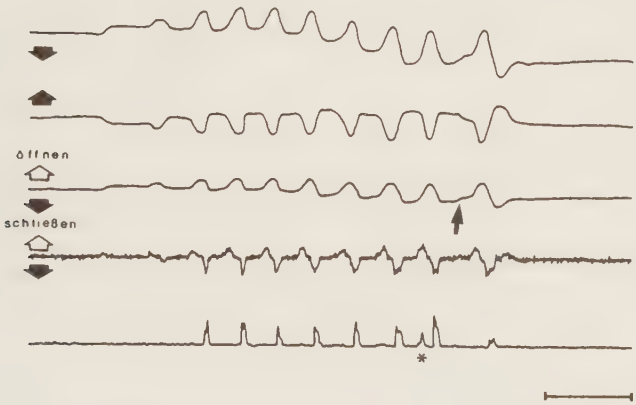

Abb. 37
Rivalengesang desselben Linksgeigers wie Abb. 36
Pfeile: Bewegungsstop bei der Flügelöffnung;
Stern : Laut bei der Flügelöffnung
(Darstellung wie Abb. 21)

Die Flügelbewegung eines schon seit mehreren Wochen links-über-rechts singenden Tieres zeigt Abb. 38 a. Beim Lockgesang sieht man, daß das Tier in der Lage ist, Bewegungsstops und damit Silbenausfälle zu vermeiden. Die Schallintensität der immer noch kurzen Silben ist größer geworden. Der Öffnungslaut kennzeichnet jedoch auch hier den typischen Linksgeigergesang. Ein Tier, das wenige Minuten zuvor erst zum Linksgeiger geworden war, sang fast völlig stumm (Abb. 38 b).

Eine Verbesserung der Lautproduktion im Verlauf des Linksgeigerdaseins beschreibt auch Elliott (1983).

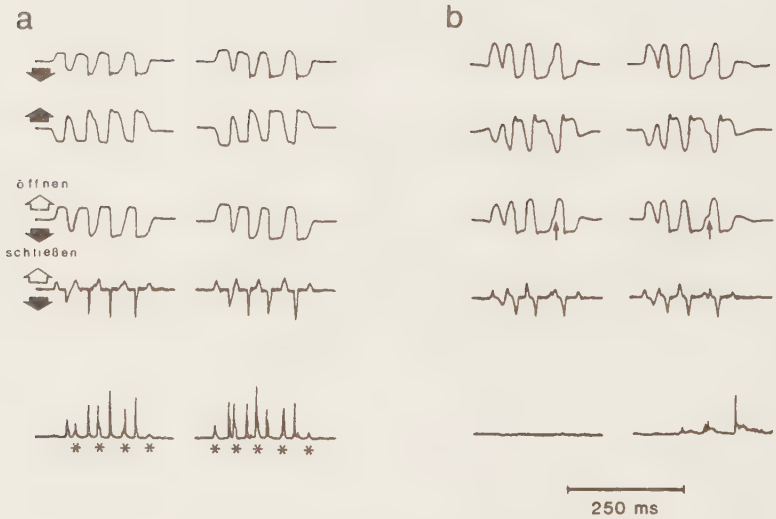

Abb. 38
Mechanogramme von Lockgesang singenden "Linksgeigern" (G.campestris)
a ca. 4 Wochen nach Vertauschen der Flügel
b 2. oder 3. Minute nach Vertauschen der Flügel
Pfeile: Bewegungsstop bei der Flügelöffnung
Stern : Laut bei der Flügelöffnung
(Darstellung wie Abb. 21)

4.2.6.2 Frequenzspektren von "Linksgeigern"

Abb. 39 gibt Aufschluß über Veränderungen in den Frequenzspektren beim "permanenten Linksgeiger". Wie schon ausgeführt, sind die einzelnen Silben des Verses kürzer, oft zweigeteilt, d.h. Lautpulse treten während des Schließens und Öffnens auf (Abb. 39 Spur a-c). Beim lauthaften Öffnen der Flügel wird die Energie vorzugsweise um 2 kHz abgestrahlt (Abb. 39 d). Beim lauthaften Schließen ist gegenüber dem Rechtsgeiger das Energiemaximum von 4 - 5 kHz auf ca. 7 kHz angehoben. Auch dieser Frequenzbereich liegt etwas außerhalb der attraktiven Trägerfrequenz des Lockgesangs und auch außerhalb des optimalen Hörbereichs (vgl. Nocke, 1972; Boyd & Lewis, 1983).

Noch drastischer als beim Lockgesang ist das Frequenzspektrum im Werbegesang des Linksgeigers geändert (Abb. 40). Obgleich Zicklaute durch Bewegungsmessungen nachgewiesen sind, liegen deren Abstrahlenergien nicht bei 12-13 kHz (vgl. Rechtsgeiger; Abb. 40 a), sondern deutlich verschoben bereits bei 7 - 8 kHz, mit Nebengipfeln bei 5 und um 4 kHz.
Die Gesänge der Linksgeiger sind also sowohl im Zeitmuster als auch in den Frequenzspektren deutlich verändert.

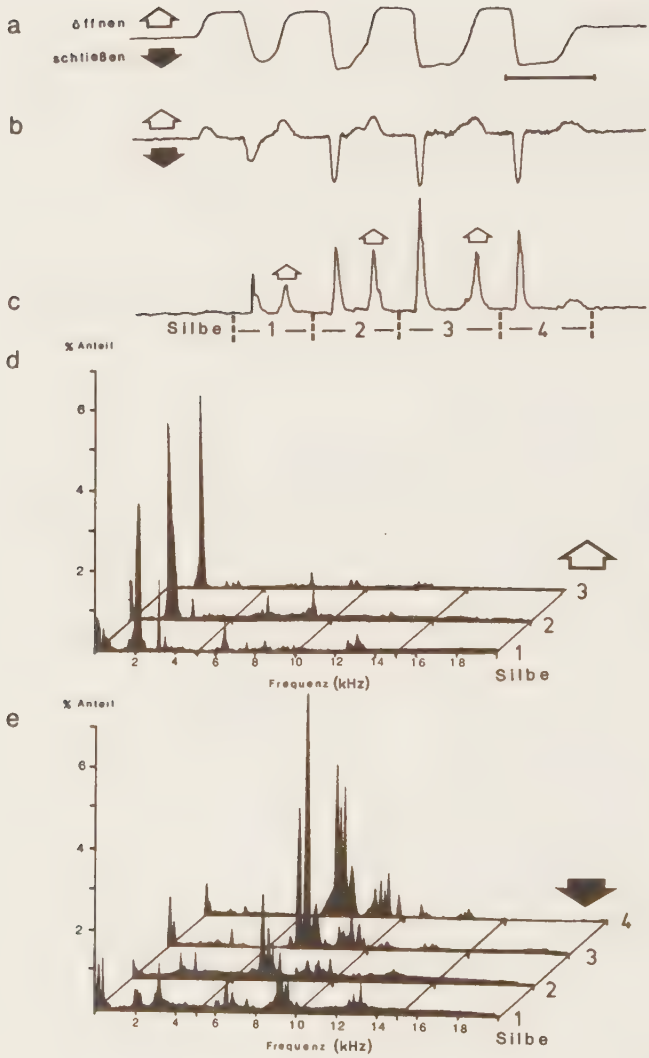

Abb. 39
Mechanogramm und Frequenz-Intensitätsspektren von Öffnungs- und Schließlauten eines permanenten "Linksgeigers" (G.campestris)

a relative Flügelbewegung (Zeitmarke 40 ms)
b Geschwindigkeit
c gleichgerichtetes Schallsignal
d Frequenzspektren der Silben 1 - 3 beim Öffnen
e Frequenzspektren der Silben 1 - 4 beim Schließen

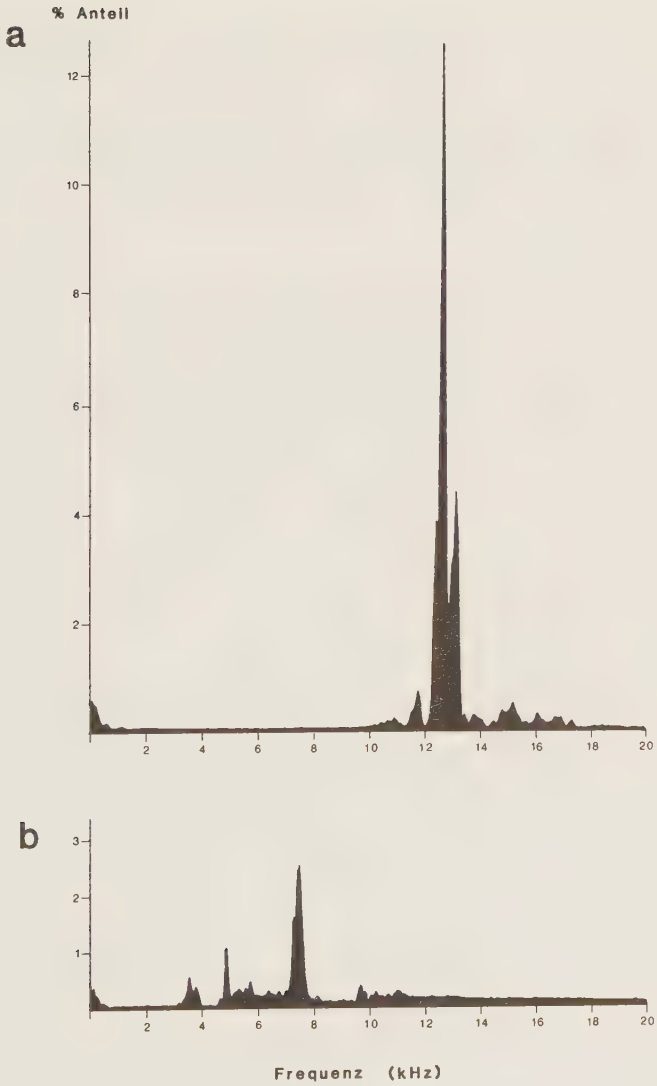

Abb. 40
Frequenz-Intensitätsspektren vom "Zick"-Laut des Werbegesang (G.campestris)
a intaktes rechts-über-links singendes Tier;
b operierter Linksgeiger.

4.2.7 Phonotaxisexperiment

Es ist nach den festgestellten Änderungen des Lockgesangs in der Zeitstruktur und in den Frequenzanteilen naheliegend, die Wirksamkeit der Läsionsgesänge auf Grillenweibchen im Phonotaxis-Versuch zu prüfen und mit dem Lockgesang des intakten Tieres zu vergleichen. Die Attraktivität von Gesängen permanenter Linksgeiger wurde nicht untersucht.

4.2.7.1 Schallreizung

Der Lockgesang des intakten Tieres ("intakter Gesang") und der Gesang desselben Tieres nach Läsion der Cubitalnerven ("Läsions- gesang") wurden auf jeweils eine Spur eines Stereo-Tonbandgerätes (ASC 5002) mit 19 cm/sec überspielt. Zu diesem Zweck wurden zwei 15-minütige Gesangsstücke mit stabilem Lockgesang herausgesucht. Die Verswiederholrate war mit 180 bzw. 170 Versen pro Minute bei beiden Gesangsstücken ungefähr gleich. Dem Weibchen wurde damit der Gesang desselben Männchens bei gleicher Temperatur vor und nach beidseitiger Durchtrennung des Cubitalnervs angeboten.

Die Phonotaxis von 11 adulten Weibchen (Alter ca. 5 - 11 Wochen n.d. Imaginalhäutung) wurde nach der Methode von Weber et al. (1981) und Thorson et al. (1982) auf dem Laufkompensator getestet.
Im sequentiellen Test erfolgte die Beschallung des Tieres zunächst mit dem einen, dann mit dem anderen Gesang, jeweils für sechs Minuten. Während dieser Zeit wurde in Minutenabständen zwischen den beiden Lautsprechern umgeschaltet und der Schalldruckpegel alle zwei Minuten um 10 dB erhöht. Beide Gesänge wurden mit 70, 80 und 90 dB SPL (kalibriert auf Dauerton) geboten.
Im Wahlversuch wurden die Tiere gleichzeitig mit intaktem und Läsions-gesang beschallt. Dabei wurde zuerst zwei Minuten lang bei 80 dB intakter Gesang und gleichzeitig - freilaufend - bei 80 dB Läsionsgesang mit einem Lautsprecherwechsel nach einer Minute vorgespielt. Dann wurde in einer ebenfalls zweiminütigen Sequenz mit einer Lautsprecherumschaltung der intakte Gesang um 10 dB erniedrigt (also 70 dB intakter Gesang und 80 dB Läsionsgesang). Schließlich wurde für 2 Minuten der Läsionsgesang um 10 dB angehoben, wobei die Differenz jetzt 20 dB betrug.
Die Schalldruckpegeldifferenzen waren damit alle zwei Minuten um jeweils 10 dB zugunsten des Läsionsgesanges erhöht worden.

Ein kompletter Phonotaxisversuch dauerte insgesamt 25 Minuten: 1 min ohne Schall, dann sequentieller Test 13 min, 1 min ohne Schall, Wahlversuch 6

min, wieder 1 min ohne Schall und abschließend je 2 min 90 dB intakter, 90 dB Läsionsgesang. Die Tiere zeigten dabei keine Ermüdungserscheinungen.

4.2.7.2 Sequentieller Test

Abb. 41 a gibt in der Weg-Zeit-Aufzeichnung für die Intensitäten zwischen 70 und 90 dB die phonotaktische Reaktion eines Weibchens auf den intakten Gesang wieder. Bei allen Intensitäten läuft das Weibchen in Richtung des Lautsprechers, mäandriert in der früher beschriebenen Weise (Weber et al., 1981) um die Lautsprecherrichtung und weicht ab 8o dB und vor allen bei 90 dB etwas davon ab. Ein solches Abweichen wurde auch bei anderen intakten Weibchen beschrieben und mag auf geringfügige Asymmetrien in der Empfindlichkeit der beiden Eingänge zurückzuführen sein.
Lautsprecherumschaltungen werden sofort mit Zuwendung beantwortet (1-2 sec). Die Geschwindikeit des Tieres ist im Mittel relativ hoch; es gibt wenige kurze Stops.

Abb. 41 b zeigt nach einer Minute Schallpause die Reaktion des gleichen Tieres auf den "Läsionsgesang". Das Tier dreht häufig und läuft selten in Richtung des aktiven Lautsprechers. Lautsprecherumschaltungen werden gar nicht oder erst spät beantwortet. Zahl sowie Länge der Laufpausen nehmen zu (bis zu 8 sec). Der fehlerhafte Gesang ist deutlich weniger attraktiv, gemessen in Prozent der in Lautsprecherrichtung orientierten Phonotaxis zum einminütigen Schallsignal.
Dabei bedeutet 100% positive Phonotaxis (vgl. Weber et al., 1981): die Winkellaufspur des Weibchens liegt während der 60 sec dauernden Beschallung im Bereich von $\pm$ 60° zum aktiven Lautsprecher, und es treten keine Laufstops von mehr als 2 Sekunden in dieser Zeit auf.

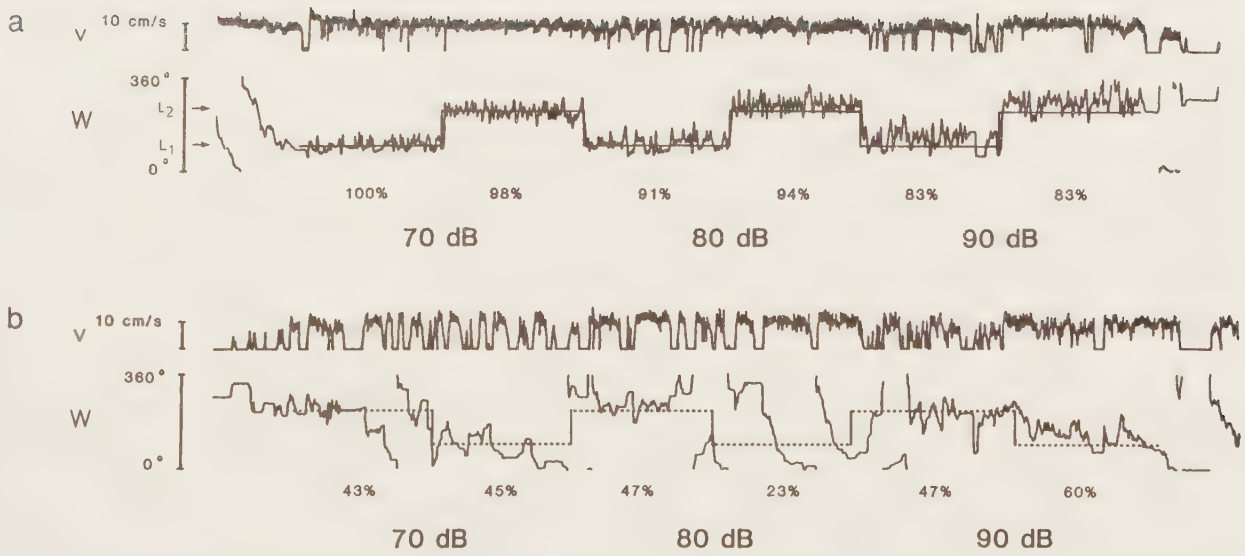

Abb. 41
Phonotaxis eines Weibchens (G.bimaculatus) auf dem Laufkompensator (sequentieller Laufversuch); auf den intakten Gesang bei 70, 80 und 90 dB und nach einer Minute Schallpause
b auf den Läsionsgesang bei 70, 80 und 90 dB (je 2 min)
Jeweils darunter die prozentuale Orientierungsleistung zu einer Minute Beschallung
Geschwindigkeit (v); Winkellaufspur (W); L_1, L_2 Lautsprecher →

Tab. 6

Prozentuale Orientierungsleistung (positive Phonotaxis) von jeweils einer Minute Lauf:

a im sequentiellen Versuch;

b im Wahlversuch; links Reaktion auf den intakten Gesang, Bindestrich, rechts Reaktion auf den Läsionsgesang

Mittelwerte fett gedruckt; Standardabweichung in Klammern

Stern : Beipiel in Abb. 41 und Abb. 43

I : intakter Gesang; L : Läsionsgesang

	TierNr.: 1	2	* 3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
I	91	72	100	94	60	87	-	79	89	100	77	81	
	77	91	98	100	87	94	87	89	87	100	74	87	
	89	85	91	89	91	81	100	81	96	96	96	91	
	79	72	94	98	100	100	94	85	89	96	94	89	
	96	98	83	91	98	72	100	96	96	91	91	83	**88,4**
	91	91	83	85	100	91	98	89	98	87	98	74	(13,2)
	87,2 (7,5)	**83,6** (11,5)	**91,5** (7,3)	**92,8** (5,6)	**89,3** (15,3)	**87,5** (9,9)	**95,8** (5,5)	**86,5** (6,2)	**92,5** (4,7)	**95,0** (5,1)	**88,3** (10,3)	**84,2** (6,2)	
L	68	43	43	68	83	38	-	53	2	30	26	4	
	81	32	45	30	45	17	-	68	6	21	0	0	
	77	38	47	30	38	19	11	15	31	17	17	0	
	87	43	23	32	11	49	45	17	60	34	4	28	
	81	45	47	26	21	43	30	0	21	32	26	36	**34,6**
	81	79	60	62	9	38	28	0	32	15	26	11	(23,4)
	79,2 (6,3)	**46,7** (16,5)	**44,2** (12,0)	**41,3** (18,5)	**34,5** (27,8)	**34,0** (13,1)	**28,5** (13,9)	**25,5** (28,4)	**25,5** (21,1)	**24,8** (8,2)	**16,5** (11,8)	**13,2** (15,3)	

			*									
89-2	87-0	87-2	96-0	82-2	83-0	81-4	83-0	89-0	81-13	-	81-0
89-2	100-0	94-0	96-0	94-0	91-2	100-0	83-0	85-0	98-0	-	74-0
87-4	81-19	60-13	7 -11	51-2	28-21	53-15	77-0	15-17	36-32	-	79-0
11-68	94-4	83-4	74-4	74-0	81-0	64-19	79-0	68-0	70-6	-	87-0
19-70	17-66	32-47	79-13	21-53	6-38	32-13	11-68	0-57	62-11	-	32-19
2-87	9-68	53-21	87-4	77-13	17-53	19-4	0-79	9-47	64-13	-	0-60

Abb. 42 faßt die Daten der sequentiellen Laufversuche von Tabelle 3 a graphisch zusammen. Der durch Silbenausfälle und Silbenverkürzungen gekennzeichnete "Läsionsgesang" hat Muster - und spektrale Eigenschaften, die seine phonotaktische Wirksamkeit vermindern.

Dies wird besonders deutlich in der graphischen Darstellung der Abb. 42 (vgl. Tab 6 a). Jeder Block gibt durch seine Höhe die Orientierungszeit für eine Minute Beschallung an. Für Lautsprecher L_1 sind die Blöcke nach unten, für L_2 nach oben versetzt aufgetragen. Man kann eine mittlere Abnahme der Attraktivität (Verschlechterung der Orientierungszeit) beim Läsionsgesang um mehr als 60% feststellen.
Ferner zeigt sich bei den benutzten Kriterien keine Abhängigkeit der "Güte" der Orientierung von den untersuchten Lautstärken. Die Mittelwerte sind bei keinem der beiden Gesangstypen für die verschiedenen Schalldruckpegel signifikant unterschiedlich. Bei intakten und Läsionsgesängen wird der phonotaktische Lauf zwischen den verschiedenen Intensitäten nicht genauer (vgl. auch Weber et al. 1981).

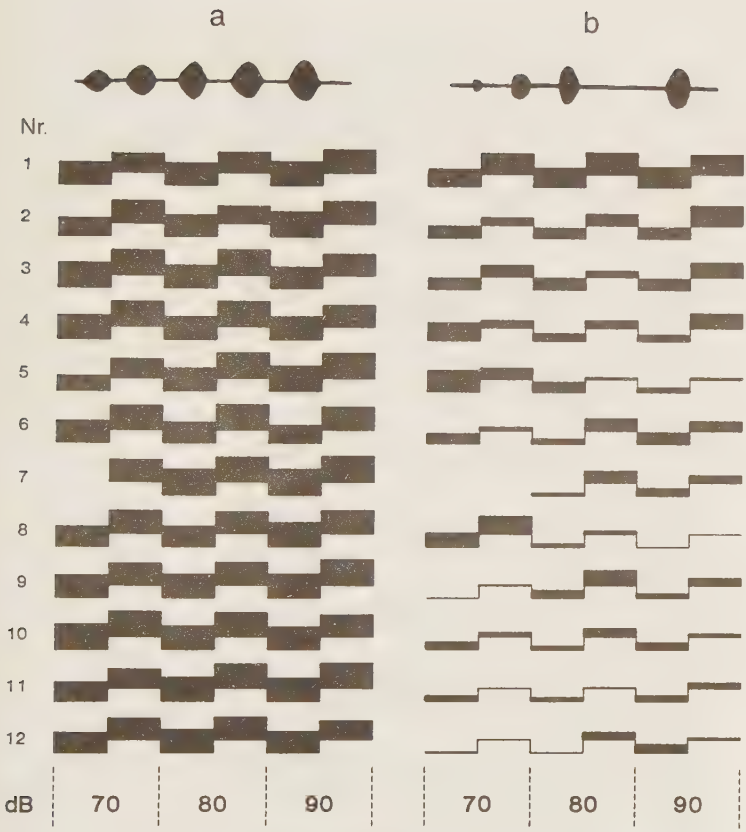

Abb. 42
Orientierungsleistung aller Tiere im sequentiellen Laufversuch
bei 70, 80 und 90 dB
a beim intakten Gesang (6 min); b beim Läsionsgesang (6 min)
Blockhöhe entspricht der prozentualen positiven Phonotaxis; 1 min pro Block

4.2.7.3 Wahltest

Abb. 43 zeigt am Beispiel desselben Weibchens wie in Abb. 41, daß auch im Wahlversuch der intakte gegenüber dem Läsionsgesang in der Phonotaxis bevorzugt wird. Selbst bei einem Anheben des Schalldruckpegels um 20 dB im Läsionsgesang entscheidet sich das Tier nicht eindeutig für diesen.

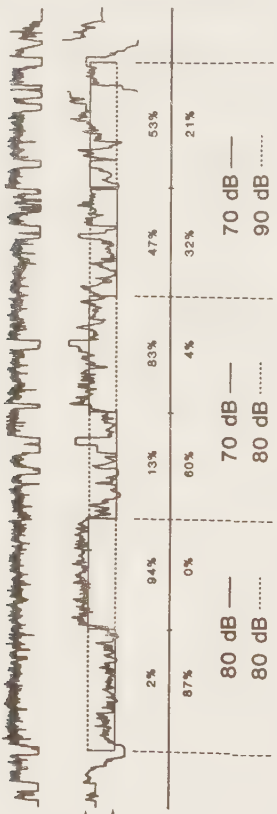

Abb. 43
Geschwindigkeit (v) und Winkellaufspur (W) eines Weibchens im Wahlversuch (G. bimaculatus; Tier Nr.3 wie Abb. 41); L_1, L_2 Lautsprecher → Intakter Gesang (durchgezogene Linie) und gleichzeitig gebotener Läsionsgesang (unterbrochene Linie) in W; jeweils darunter: Prozentwerte der Orientierungszeit

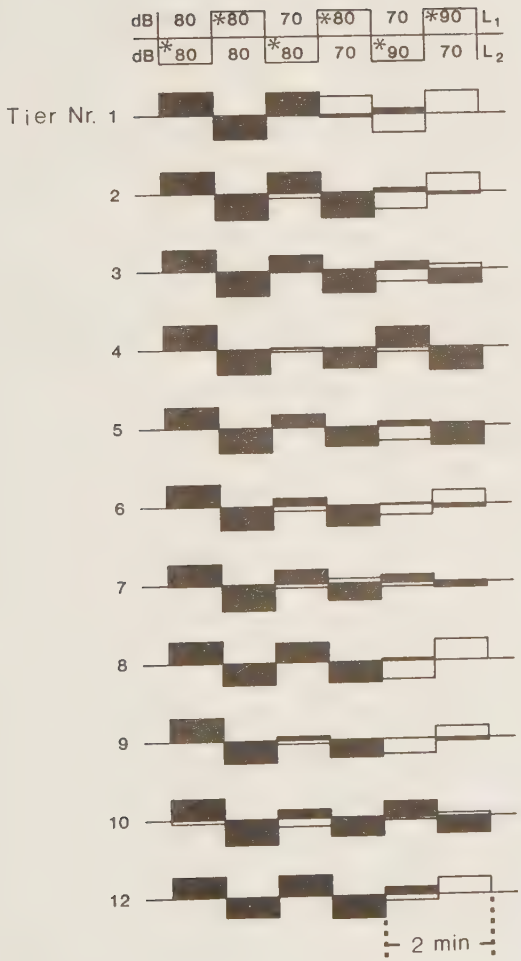

Abb. 44
Graphische Übersicht von 12 Experimenten im Wahlversuch:
Die prozentuale Orientierungsleistung auf den intakten Gesang ist mit schwarzen Blöcken, die auf den gleichzeitig gebotenen Läsionsgesang mit weißen Blöcken dargestellt.
oben: Intensität der beidseitigen Beschallung;
Stern: aktueller Lautsprecher mit Läsionsgesang:

Bei gleich laut gebotenen Gesängen (80/80) orientiert sich das Weibchen ausschließlich nach dem intakten Lockgesang mit durchschnittlich 88,3%, gegenüber 88,4 % im sequentiellen Versuch. Es scheint so, als würde der "schlechtere Sänger" überhört.

Selbst bei 10 dB lauterem Läsionsgesang (70 dB intakt; 80 dB Läsion) bevorzugen die 11 Weibchen in 18 von 22 Läufen den leiseren intakten Lockgesang. Sogar bei einem Unterschied von 20 dB (70 dB intakt; 90 dB Läsion) sieht man in 9 von 22 Läufen noch immer eine Bevorzugung des guten Gesanges. Dies bedeutet, daß selbst ein 10 mal so lauter Läsionsgesang nur bei ca. 50% der Versuche den leiseren intakten Gesang überbietet. Zusätzlich zur Graphik sind für den sequentiellen und den Wahlversuch die prozentualen Orientierungsleistungen tabellarisch zusammengefaßt (Tab. 6).

5 DISKUSSION

Der Lockgesang des Grillenmännchens ist akustischer Auslöser für die Phonotaxis des artgleichen Weibchens. Dieses muß den Gesang erkennen und den Sänger im Raum orten können. Zwei wesentliche Voraussetzungen müssen gegeben sein, damit diese Strategie reibungslos funktioniert:
(a) Bei sympatrisch lebenden Arten, die auch zur gleichen Tageszeit singen, müssen sich die Gesänge unterscheiden. Bei den Grillen wird dies durch das zeitliche Muster, d.h. durch den Gesangsaufbau aus Silben und Versen erreicht.
(b) Der dieses zeitliche Muster generierende Apparat im Männchen sollte ohne größere Abweichungen arbeiten, da es sonst zu Störungen der Attraktivität des Signals kommt (Thorson et al., 1982; Stout et al., 1983).
Diese Feststellung verlangt, daß es eine zentralnervöse und möglicherweise sensorische Kontrolle geben muß, welche die Stabilität des Musters garantiert. Da die Stabilität des Musters, abgesehen von den Einflüssen der Temperatur, bisher bei Grillen im wesentlichen auf ein zentrales Netzwerk von Neuronen, ihre Verschaltung und Zeitdynamik zurückgeführt worden ist (Bentley, 1969; Kutsch & Huber, 1970; Otto, 1971) und sensorische Einflüsse wenig Beachtung fanden, wird in der vorliegenden Arbeit versucht, eine Lücke zu schließen.

Der Zuwachs an Information über Sinneseinrichtungen auf den Vorderflügeln und die in dieser Arbeit mitgeteilten Befunde über Störungen des Lockgesangs nach Ausschaltung der cubitalen campaniformen Sensillen geben deutliche Hinweise auf eine bedeutsame Kontrolle durch Flügelsensoren. Sie reihen sich damit in die zunehmend besser bekannte Wechselwirkung zwischen Peripherie und Zentrale bei der Genese von Verhaltensmustern ein (Wilson, 1961; Wendler; 1974; Möhl & Nachtigall, 1979; Heide, 1979; Pearson, 1983). Die zentrale Frage, die im folgenden diskutiert werden soll, ist die nach den Ursachen für die gefundenen Änderungen im zeitlichen Muster und in den Frequenzspektren der Gesänge.

1. Zeitliches Muster:
Da die Untersuchungen sowohl der intakten Gesänge als auch der Lautäußerungen nach Ausschaltung der Cubitalnerven bei nahezu gleicher Temperatur durchgeführt worden sind, scheidet ein Temperatureinfluß aus (vgl. Kriechbaum, 1983; Doherty, 1984).
Eingänge von den Bein-Subgenualorganen (Dambach & Huber, 1974), von den campaniformen Sensillen an den Beingelenken (Dohlen, 1981) oder von den

Fadenhaaren der Analcerci (Kämper und Dambach, 1981; Dambach et al. 1983), könnten das zeitliche Muster beeinflussen. Diese und ggf. noch andere bis heute unbekannte Eingänge könnten bei den gestörten Gesängen gegenüber den intakten verschieden sein. Da dazu keine Untersuchungen bei Läsionsgesängen vorliegen, kann dieser mögliche Einfluß bislang nicht abgeschätzt werden. Allerdings zeigen Ausschaltversuche an den cercalen Fadenhaaren, daß diese Sensorik auf den Silbenrhythmus keinen nachweisbaren Einfluß ausübt (Kämper, pers. Mittlg.).

Damit wird die Frage zunächst auf den unmittelbaren Flügelbereich und seine Sensorik eingegrenzt. Ausfälle in der Flügelsensorik, z.B. durch Ausschaltung der mechanosensitiven Haarfelder (Möss, 1971; Elliott et al., 1982; Elliott & Koch, 1983 und Elliott, 1983) oder - wie hier gezeigt - der cubitalen campaniformen Sensillen, ändern den Gesang ab. Intensität und Versrate sind herabgesetzt, es fallen Silben aus oder werden verkürzt, der Silbenrhythmus ändert sich (wenn auch nur geringfügig). Ein Artgenosse, z.B. ein paarungsbereites Weibchen, kann diese Abweichungen erkennen, was darin zum Ausdruck kommt, daß die Attraktivität des Läsionsgesanges gegenüber der des intakten Gesanges herabgesetzt ist.
Für den Abfall in der Attraktivität spielt nicht nur die geringere Lautstärke eine Rolle, sondern vor allem auch Störungen im Silben- und Versmuster. Im Freiland würde ein Männchen, welches diesen Läsionsgesang produziert, mit Sicherheit geringere Chancen haben, zur Fortpflanzung zu gelangen. Änderungen des beschriebenen Ausmasses wurden nach Ausschaltung des Flügelstreckrezeptors und des benachbarten Chordotonalorgans nicht festgestellt (Möss, 1971). Auch die Wegnahme der Haarfelder (Elliott, 1983) führt, verglichen mit dem Ausfall der cubitalen campaniformen Sensillen, zu geringfügigeren Störungen. Beim Ausfall der letzteren deuten die Versintervall-Verlängerungen und Silbenintervall-Verkürzungen auf direkten sensorischen Einfluss auf den zentralen Gesangsgenerator hin.

Es wird die Hypothese formuliert, daß Einflüsse der cubitalen campaniformen Sensillen sich auf die Flügelmechanik, insbesondere auf den Andruck der Flügel während der lauthaften Schließphase auswirken.

Experimentell wird die Hypothese durch folgende Befunde gestützt:
(1) Die Effekte lassen sich auf den proximalen Abschnitt des Cubitalnervs einengen - eben jenen Abschnitt, der die Sensillen trägt.
(2) Einseitige Ausschaltung zeigt, daß ein intaktes sensorisches System ausreicht, d.h. seine Einflüsse auf beide Flügel wirken müssen.
(3) Es konnte durch extrazelluläre Ableitung wahrscheinlich gemacht werden, daß Sensoren (nicht unbedingt die campaniformen Sensillen) während oder gegen Ende der lauthaften Schließphase entladen und ihre Information in das Mesothorakalganglion leiten. Diese Entladung ist verstärkt bei Störungen in der Schließbewegung.
(4) Der wohl wichtigste Befund ist der, daß nach Ausschaltung der cubitalen campaniformen Sensillen nur die Flügelmechanik betroffen ist nicht aber der neuromotorische Apparat, der das Muster generiert.
Damit kann in erster Näherung - und bei dem gegenwärtigen Stand der Analyse - ein deutlich meßbarer Effekt auf das gesanggenerierende Netzwerk ausgeschlossen werden, sieht man von jenen Teilsystemen ab, die unmittelbar den Andruck der Flügel steuern. Die Frage nach dem sensorischen Einfluß engt sich damit weiter auf die Flügelmechanik ein.

Durch simultane Aufzeichnung der Flügelbewegung und des Schalls wurde festgestellt, daß eine Silbe dann ausfällt, wenn nach einer öffnungsbewegung die nächstfolgende Schließbewegung ausbleibt, obgleich die Schließermuskeln dazu den Anstoß gegeben haben. Bei den verkürzten (zeitrichtig begonnenen, aber zu früh abgebrochenen, oder zu spät begonnenen) Silben ließ sich ebenfalls eine Korrelation zur Schließbewegung und zur Schließgeschwindigkeit finden. Die hierbei sichtbar gewordenen Musteränderungen sind Ausdruck gestörter Bewegungsmechanik.
Wie die EMG´s zeigen, werden die Muskeln auch bei Ausfall oder Verkürzung der Silbe aktiviert. Die Kontraktion kann aber nicht in Bewegung umgesetzt werden und könnte zu einer Vorspannung des mechanisch gekoppelten, thorakalen Bewegungssystems führen.
Diese Energie könnte in elastischen thorakalen Strukturen oder auch im Flügelgelenk (Resilin) gespeichert werden und stünde dann zusätzlich für die nächste Silbe zur Verfügung; d.h., eine durch teilweisen oder vollständigen Bewegungsausfall erhaltene Restvorspannung, soweit sie nicht durch die öffnungsbewegung wieder kompensiert wird, könnte für die Verkürzung des folgende Silbenintervalls verantwortlich sein.

Als Ursachen für Änderungen des Flügelbewegungsmusters sollen nun angesprochen werden:
(a) eine erhöhte Geschwindigkeit der Schließbewegung, die offenbar immer dann auftritt, wenn die Flügel mit zu schwachem oder zu starkem Andruck (der Schrillkante an die Schrilleiste) bewegt werden (vgl. auch Elliot & Koch, in Vorbereitung). Da ohne den korrekten Anstrich der Kante an die Leiste die Harfe - als wichtigster Resonator auf dem Flügel (Nocke, 1971) - nicht zum Schwingen kommt, fällt der Schall aus.
(b) ein plötzlicher Bewegungsstillstand während der Schließphase und entsprechender Abbruch der Silbe läßt, da die Muskelkontraktion weiterläuft, ein Verhaken von Leiste und Kante vermuten, z.B. durch zu großen Andruck.
Damit kann das Problem auf die Frage eingeengt werden, wie der Flügelandruck bzw. der Flügelanstellwinkel verändert und wie solche Veränderungen gemessen werden können.

Der Flügelandruck könnte prinzipiell durch solche Muskeln eingestellt werden, die der Grille das vertikale Aufstellen der Flügel ermöglichen. Für das vertikale Aufstellen, bei dem durch Absenken von Präscutum und Mesotergum Teile vom Pleuralgelenkkopf nach vorne unten gezogen werden, sind mindestens 3 Muskelpaare verantwortlich (vgl. Voss, 1905; u. Kutsch, 1969). Die Flügel werden vor dem ersten Laut fast stets in eine annähernd 45° Singstellung gebracht (Kriechbaum, 1983). Es scheint sich dabei um eine Art passive, zweite Ruhelage zu handeln, die in der Gelenkanatomie bedingt ist. Von den Muskeln, die für die Anhebung der Flügel in Frage kommen, zeigen die meisten keine Aktivität während des Lockgesangs (Kutsch 1969). Die Grille muß demnach die vertikale Singstellung nicht während des gesamten Gesangs aktiv einstellen.

Die hochkomplizierte Aufhängung der Flügel in Kugelgelenken, der indirekte Ansatz der Flügelmuskeln an der Tergalplatte und die Ankopplung der Flügel an Hebel der Tergalplatte könnten Ursache dafür sein, daß Verschiebungen in der Synchronisation der rechten und linken großen Schließermuskeln die Flügelanstellung verändern. Kutsch und Huber (1970) zeigten an einigen Beispielen, daß der rechte Schließermuskel ein wenig vor dem linken aktiviert wird.
Die leisen, scharf abgehackten Silben der Linksgeiger, die auch bei der Öffnungsbewegung auftreten, deuten ebenso auf eine motorische Asymmetrie im Zusammenspiel der linken und rechten Schließermuskeln hin, da die lauterzeugenden Strukturen auf den Vorderflügeln ungefähr gleich sind. Allerdings liegen dazu keine systematischen Untersuchungen vor.

Vorversuche an einem Flügel-Thorax-Präparat (Koch, pers. Mittlg.) geben erste Hinweise, daß einseitiges Verwinden der Tergalplatte den Flügelandruck und auch die Flügellage ändern kann. Allerdings muß dabei berücksichtigt werden, daß eine starke mechanische Kopplung zwischen den beiden Thoraxhälften besteht, so daß selbst Abtrennen aller Flügelmuskeln auf einer Körperseite oder entsprechende Denervation wenig Einfluß auf den Gesang hat (Kutsch, 1969).

Muskeln, die eine Bewegung der Flügel in der Nickachse, also eine Pro- oder Supination bewirken, müssen den Flügelandruck entscheidend beeinflussen können. Pfau (1983) hat durch seine rein morphologischen Untersuchungen bei der Heuschrecke dem Muskel 85, der auch bei der Grille vorhanden ist, einen entscheidenden Beitrag zugeschrieben. Heukamp (1983) beschreibt bei der Wanderheuschrecke einen direkten Einfluß von costalen und subcostalen campaniformen Sensillen auf Motoneurone des Vorderflügelmuskels M85, der während des Fluges eine tonische Einheit zeigt. Auch konvergieren sensorische Eingänge von windsensitiven Kopfhaaren, von den Cerci und von den Rezeptoren der Tegula auf diese Motoneuronen, allerdings besitzen die Neuronen für die Eingäng der campaniformen Sensillen die geringste Schwelle. Darüber hinaus konnten Wendler und Heukamp (1983) eine excitatorische Aktivierung durch die contralateralen campaniformen Sensillen auf den Muskel nachweisen.

Der dem Muskel 85 der Heuschrecke vermutlich homologe Muskel der Grille ist in drei Stränge unterteilt (a - c). Er zieht von der Pleuralleiste caudad und inseriert an einer Chitinplatte in der Gelenkhaut (Kutsch, 1969). Während des Gesangs zeigt der Strang 85 c zusammen mit den Muskeln 58 a, b tonische Aktivität.

Bei der Grille wurde gezeigt, daß Projektionen aus dem Cubitalnerv in den caudalen ipsilateralen Bereich des Mesothorakalganglions ziehen. In diese Bereiche projizieren Ausläufer von Motoneuronen des kontralateralen M 85 (Elliot, 1983). Daher ist anzunehmen, daß auch bei der Grille die cubitalen campaniformen Sensillen auf Motoneurone des M85 verschaltet sind und damit beim Grillengesang ähnliche Regelmechanismen benutzt werden wie beim Heuschreckenflug.

2. Frequenzspektren

Die nach dem Ausschalten der cubitalen Sensorik registrierten Änderungen in den Frequenzspektren sind noch zu diskutieren. Wie in dieser Arbeit gezeigt, bleiben Schließbewegungen mit stark erhöhter Geschwindigkeit in der Regel lautlos. Zu hohe Schließgeschwindigkeit - ausgenommen Vielfache der Basisgeschwindigkeit - regen den Harfenresonator (Nocke, 1971) erst gar nicht an.
Dies steht im Einklang mit Ergebnissen von Elliott & Koch (in Vorbereitung). Sie haben durch wesentlich verbesserte Bewegungsaufzeichnungen die schon früher (vgl. Nocke, 1971) aufgestellte "Urwerkhypothese" belegt. Danach handelt es sich um eine selbstgesteuerte Flügelschließgeschwindigkeit, wobei Schrillzähne und Schrillkante ineinandergreifen wie Steigrad und Anker einer Pendeluhr und Zahn um Zahn Energie in den Resonator einspeisen. Flügelgeschwindigkeit und Zahndichte werden durch den Resonator gekoppelt. Die frequenzbestimmenden Eigenschaften liegen also im Resonator begründet. Die Resonanzfrequenz hängt ab von der Masse und der Steifigkeit des Resonators (Nocke, 1971).

Stützen die Änderungen in den Läsionsgesängen diese Hypothese? Da mit dem bloßen Durchtrennen der Cubitalnerven die Harfenmasse nicht geändert worden ist, muß die gemessene Frequenzerniedrigung wohl auf eine nach dem Eingriff veränderte Steifigkeit der Harfe zurückgehen, obgleich die Durchtrennung nicht unmittelbar im Harfenbereich durchgeführt worden ist. Da Schrillkante und Schrillzähne medial einen Berührungspunkt bilden und die treibende Kraft von der Subcosta ausgeht (Lateralfeld), werden mediale Teile des Flügels während der Schließbewegung gestaucht.
Bei falschem Anstellwinkel während der Flügeleinwärtsbewegung müßte damit ein erhöhter Reibungswiderstand die Steifigkeit der Harfe herabsetzen. Dies würde schließlich die festgestellte Frequenzerniedrigung bei den Läsionsgesängen erklären.

3. Zeitbeziehungen zwischen Cubitalnerv-Entladungen und anderen Flügelsinnesorganen

Möss (1971) hat während der Singbewegung der Grille von dem mesothorakalen Flügelstreckrezeptror abgeleitet und fand, daß seine Entladungen zeitlich zwischen der Aktivität des Schließmuskels (M90) und der des Öffnermuskels liegt. Die aus dem Cubitalnerv abgeleiteten Impulse, die mit einiger Sicherheit als sensorische Aktivitäten angesprochen werden können, traten dagegen in der Schließphase oder gegen ihr Ende auf. Da die

Cubitalnerventladungen vorzugsweise bei Silben auftraten, die eine Störung in der Lautumhüllenden aufwiesen und die korrespondierenden Mechanogramme zeigten, daß die Schrilleiste nicht gleichmäßig über die Kante strich, ist zu vermuten, daß die campaniformen Sensillen vorallem Schub- oder Druckänderungen registrierten und ihre Information genutzt wird, um den Andruck beider Flügel für einen optimalen Gesang einzustellen.

4. Der Einfluß der Läsionsgesänge auf den Empfänger

Unter den verschiedenen Zeitparametern spielt das Silbenintervall die wohl wichtigste Rolle beim arteigenen Gesang. Für Gryllus campestris wiesen Thorson et al. (1982) einen wirksamen Intervallbereich von ca. 25 bis 55 ms nach.
Für Acheta domesticus (Stout, et al., 1983) und für Gryllus bimaculatus (Doherty, 1984) wurden ähnliche, artspezifische Abstimmbereiche gemessen. Außerhalb dieser Intervallbereiche nimmt die Attraktiviät des Zeitmusters drastisch ab.
Schildberger (1984) fand im Gehirn der Grille Neurone, die insbesondere auf diese phonotaktisch wirksame Silbenrate (30 Hz) ansprechen, also möglicherweise bei der Bewertung des Musters eine Rolle spielen.
Bei den vorgestellten Läsionsgesängen waren folgende Parametern verändert:
(a) die Trägerfrequenz war erniedrigt (durchschnittlich um 300 Hz)
(b) die Intensität war z.T beachtlich herabgesetzt
(c) Silben waren verkürzt oder ausgefallen

Die Versuche auf dem Laufkompensator zeigten, daß die Läsionsgesänge weniger attraktiv waren und die Orientierungsleistung um bis zu 70% gegenüber den intakten Gesängen abfiel. Die Erniedrigung der Trägerfrequenz um wenige hundert Hertz dürfte die Attraktivität des Signals kaum abgeschwächt haben, denn "anormale Phonotaxis" mit Fehlwinkel traten bei Gryllus nur im höherfrequenten Bereich auf (Thorson et al., 1982). Die bei den permanenten Linksgeigern gemessene Trägerfrequenz während der Öffnungsbewegung (2 kHz) fällt dagegen in einen Bereich, der bei Acheta domesticus bereits zu einem ungerichteten Lauf führen kann (Stout et al., 1983). Ferner sind die Befunde von Boyd und Lewis (1983) hier anzuführen, die zeigen, daß Verschiebungen in der Trägerfrequenz um wenige hundert Hertz die Richtcharakteristik des Ohres ändern und somit die Orientierung der Grille beeinflussen können.

Die verminderte Intensität der Läsionsgesänge entspricht einer geringeren Reichweite (vgl. Popov et al., 1974). Da im Phonotaxisexperiment deutlich überschwellig gereizt worden ist, wurde dieser "Nachteil" der

fehlerhaften Gesänge nicht untersucht.
Im Wahlversuch reichen 5 dB Intensitätsunterschied aus, um eine eindeutige Zuwendung auf den lauteren Gesang hervorzurufen (Weber, 1984; Doherty, 1984, in Vorbereitung).

Die im sequentiellen und im Wahl-Test nachgewiesene geringere Attraktivität der Läsionsgesänge muß daher wohl durch Änderungen im Silbenmuster (vielleicht auch durch geringfügige Verlängerung der Verspause) zustandegekommen sein. Durch Silbenverkürzung, Silbenverschiebung und besonders durch Silbenausfall treten "Musterfrequenzen" auf, die nicht mit Phonotaxis beantwortet werden. Dies steht im Einklang mit Ergebnissen von Doherty (1984), der bei Gryllus bimaculatus ein "falsches Silbenmuster" kaum durch Erhöhung der Lautstärke kompensieren konnte.

Die in dieser Arbeit aufgezeigten Einflüsse der Flügelsensorik stabilisieren den Lockgesang in Frequenz, Intensität und Rhythmus und damit seine Attraktivität für den Empfänger. Phonotaxisexperimente auf dem Laufkompensator unterstreichen deutlich die biologische Relevanz des untersuchten Regelsystems:
Grillenmännchen ohne Informationen aus den cubitalen campaniformen Sensillen singen fehlerhafte Gesänge und haben damit wenig Erfolg beim Anlocken paarungsbereiter Weibchen.

6 ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit wurden Morphologie und Funktion geschlechtsspezifischer Mechanorezeptoren auf den Vorderfügeln von Grillenmännchen untersucht.

1. Ein Feld von campaniformen Sensillen auf der Cubitalader wird erstmals beschrieben und in seiner Morphologie, Innervation und zentralen Projektion erfaßt. Die morphologischen Befunde von mechanosensitiven Haarfeldern stehen im Einklang mit bekannten physiologischen Messungen.

2. Ausschaltexperimente zeigen den Einfluß der cubitalen campaniformen Sensillen auf das zeitliche Muster von Lock-, Werbe- und Rivalengesang. Für den Lockgesang werden die Veränderungen nach Cubitalnervläsionen systematisch untersucht. Es zeigt sich eine Reduktion der Silbenintervalle, der Silbendauer und der Versrate. Die Erniedrigung der Trägerfrequenz (ca. 300 Hz) kann mit Veränderungen in den Resonatoreigenschaften bei hohem Flügelandruck erklärt werden.

3. Die Bewegungsmuster von Tieren ohne Informationen aus den cubitalen campaniformen Sensillen werden mit denen von intakten Grillenmännchen verglichen. Solche pathologischen Sänger zeichnen sich durch
(a) "ungebremsten", lautlosen Anstrich der Vorderflügel und
(b) durch vorübergehenden oder vollständigen Bewegungsstillstand bei der Flügelbewegung aus.

4. Die neuromuskuläre Organisation des Verses bleibt, soweit untersucht, unbeeinflußt.

5. Erste extrazelluläre Ableitungen beim stridulierenden Männchen aus den Cubitaladern werden mit der Flügelbewegung korreliert.

6. Gesänge und Flügelbewegungen von künstlich erzeugten "Linksgeigern" werden beschrieben. Es kann ausgeschlossen werden, daß die cubitalen campaniformen Sensillen die einzigen Sinnesorgane sind, die die Flügellage überwachen.

7. Die Abnahme der Attraktivität des "Läsionsgesanges" wird im Phonotaxisexperiment nachgewiesen.

8. Die morphologischen und physiologischen Befunde werden hinsichtlich der Funktion der cubitalen campaniformen Sensillen als Meßfühler in einem Regelkreis, der den Flügelandruck überwacht, diskutiert.

7 Literaturverzeichnis

Altman,J.S.; Anselment,E.; Kutsch,W.
Postembryonic development of an insect sensory system: in growth of axons from hindwing sense organs in Locusta migratoria
Proc.R.Soc.Lond.B. 202:497-516(1978)

Bacon,J.P.; Altman,J.S.
A silver intensification method for cobalt-filled neurones in whole-mount preparations
Brain Res. 138:359-363(1977)

Bentley.D.R.; Kutsch,W.
The neuromuscular mechanism of stridulation in crickets (Orthoptera: Grillidae)
J.exp.Biol. 45:151-165(1966)

Bentley.D.R.
Intracellular activity in cricket neurons during the generation of song patterns
Z.vergl.Physiol. 62:267-283(1969)

Boyd,P; Lewis,B.
Peripheral auditory directionality in the cricket Gryllus campestris(L.); Teleogryllus oceanicus (Le Guillou)
J.comp.Physiol. 153:523-532(1983)

Brunner von Wattenwyl,C.
Prodromus der Europäischen Orthopteren
Leipzig, Engelmann, (1882)

Campbell,J.I.
The anatomy of the nervous system of the mesothorax of the mesothorax of Locusta migratoria migratorioides R.&F.
Proc.Zool.Soc.London 137:404-432(1961)

Chapman,K.M.
Campaniform sensilla an the tactile spines of the legs of the cockroach
J.exp.Biol. 42:191-203(1965)

Dambach,M.;Huber,F.
Perception of substrate-vibration in crickets in:Symposium Mechanoreception(Ed.Schwartzkopff,J.)
Abh.Rhein.Westf.Acad.Wiss.53:263-280(1974)

Dambach,M.; Rausche,H.-G.; Wendler,G.
Proprioceptive feedback influences the calling song of the field cricket
Naturwiss. 70:417(1983)

Doherty,J.A.
Temperature coupling and trade-off phenomena in the acoustic communication system of the cricket, Gryllus bimaculatus DeGeer
J.exp.Biol. (im Druck; 1984a)

Doherty,J.A.
Trade-off phenomena in calling song recognition and phonotaxis in the cricket Gryllus bimaculatus (Orthoptera, Gryllidae)
J.comp.Physiol. (submitted, 1984b)

Dohlen,P.von
Untersuchungen zum Vibrationssinn der Feldgrille
Dissertation Universität Köln, 1981

Elepfandt,A.
Neurale Koordinationsmechanismen im Mesothorax von Gryllus campestris L.
Dissertation Universität Köln, 1975

Elepfandt,A.
Morphology and output coupling of wing muscle motoneurons in the field cricket (Gryllidae, Orthoptera)
Zool.Jb.Physiol.84:26-45(1980)

Elliott,C.J.H.; Koch,U.T.; Schäffner,K.H.; Huber,F.
Wing movements during cricket stridulation are affected by mechanosensory input from wing hair plates
Naturwiss. 69:288-289(1982)

Elliott,C.J.H.; Koch,U.T.
Sensory feedback stabilizing reliable stridulation in Gryllus campestris L.
Animal Beh. 31:887-902(1983)

Elliott,C.J.H.
Wing hair plates in crickts:Physiological characteristics and connections with stridulatory motor neurons
J.exp.Biol. 107:21-47(1983b)

Elliott,C.J.H.; Koch,U.T.
The clockwork cricket
in Vorbereitung (1984)

Elsner,N.; Popov,A.V.
Neuroethology of acoustic communication
Adv.Insect Physiol. 13:229-335(1978)

Erhardt,E.
Zur Kenntnis der Innervierung und der Sinnesorgane der Flügel von Insekten
Zool.Jahrbücher: Abt.f.Anatomie u.Ontogenie der Tiere 39(2):293-334(1916)

Fudalewicz-Niemczyk,W.; Rosciszewska,M.
The innervation and sense organs of the wings of Gryllus domestica L.
Acta Biol.Cracov Ser.Zool. 16(1):35-51(1972)

Goureau,B.
Essai sur la Stridulation des Insectes.
Note sur la Stridulation des Insectes
Ann.Soc.Ent.Fr.T. VI, 1837

Grünert,U.
Campaniforme Sensillen auf den Flügeln von Calliphora erythrocephala: Topographie u. Feinstrukturanalyse
Diplomarbeit Universität Frankfurt, 1980

Heide,G.
Proprioceptive feedback dominates the central oscillator in the patterning of the flight motoneuron output in Tipula (Diptera)
J.comp.Physiol. 134:177-189(1979)

Heukamp,U.
Die Rolle von Mechanorezeptoren im Flugsystem der Wanderheuschrecke (Locusta migratoria L.): Übertragungseigenschaften und Analyse der Wirkung auf die Flugmotorik
Dissertation Universität Köln, 1983?

Heußlein,R.; Gnatzy,W.
"Through fibers" im Terminalganglion von Grillen: Zur Projektion cercaler campaniformer Sensillen
Vergleichende Neurobiologie des Verhaltens
Neurobiologentagung 1984;

Huber,F.
Aktuelle Probleme der Physiologie des Nervensystems der Insekten
Nat.Rundschau 18(4):143-156(1965)

Innenmoser,J.
Stabilität des motorischen Musters der Gesänge von Gryllus bimaculatus (De Geer) vor und nach subletaler Applikation des insektiziden Phosphorsäureesters Parathion
Dissertation Universität Köln, 1974

Kämper,G.; Dambach,M.
Response of the cercus-to-giant interneuron system
in crickets to species-specific song
J.comp.Physiol. 141(3):311-317(1981)

Keil,T.A.
Die Makrochaeten auf dem Thorax von Calliphora vicina
Robineau-Desvoidy (Calliphora,Diptera). Feinstruktur und
Morphogenese eines epidermalen Insekten-Mechanoreceptors
Zoomorphologie 90:151-180(1978)

Keil,T.A.;Steinbrecht,R.,A.
Mechanosensitive and olfactory sensilla of insects
in: Insect ultrastructure, Vol 2
ed: King,R.C.; Akai,H.
Plenum Publishing Corporation, 1984

Koch,U.T.
Analysis of cricket stridulation using miniature angle detectors
J.comp.Physiol. 136:247-256(1980)

Koch,U.T.; Elliott,C.J.H.
Miniature angle detectors
- principles and improved evaluation methods
in BIONA report 1 p.41-50
ed.:Nachtigall,W.;Fischer, Stuttgart,(1983)

Kriechbaum,W.
Zeitstruktur des Lockgesangs bei Gryllus campestris L.
Diplomarbeit, Universität Tübingen, 1983

Kutsch,W.
Neuromuskuläre Aktivität bei verschiedenen Verhaltens-
weisen von drei Grillenarten
Z.vergl.Physiol. 63:335-378(1969)

Kutsch,W.; Huber,F.
Zentrale versus periphere Kontrolle des Gesanges von Grillen
(Gryllus campestris)
Z.vergl.Physiol. 67:140-159(1970)

Leist,G.
Die Innervation und die zentrale Projektion sensibler
Strukturen der Vorderflügel bei Mänchen und Weibchen von
Gryllus bimaculatus
Diplomarbeit Universität Köln, 1975

Locke,M.; Krishnan,N.; McMahon,J.T.
A routine method for obtaining high contrast without staining
sections
J.Cell Biol. 50:540-544(1971)

Möhl, B.; Nachtigall, W. (1979):
Proprioceptive input on the locust flight motor revealed by muscle
stimulation
J.comp.Physiol. 128: 57-65

Möss,D.
Sinnesorgane im Bereich des Flügels der Feldgrille
(G.campestris L.) und ihre Bedeutung für die Einstellung der
Flügellage
Z.vergl.Physiol. 73:53-83(1971)

Mollenhauer,H.H.
Plastic embedding mixtures for use in electron microscopy
Stain technol. 39:111-114(1964)

Neville,A.C.
Biology of the arthropod cuticle
Berlin, Springer, 1975

Nocke,H.
Biophysik der Schallerzeugung durch die Vorderflügel der Grillen
Z.vergl.Physiol. 74:272-314(1971)

Nocke,H.
Physiological aspects of sound communication in crickets (Gryllus campestris L.)
J.comp.Physiol. 80:141-162(1972)

Otto,D.
Untersuchungen zur zentralnervösen Kontrolle der Lauterzeugung von Grillen
Z.vergl.Physiologie 74:227-271(1971)

Pearson,K.G.; Reye,D.N.; Robertso,R.M.
Phase dependent influences of wing stretch receptors of flight rhythm in the Locust
J.Neurophysiol. 49,(5):1168-1181(1983)

Pfau,H.K.
Mechanik und sensorische Kontrolle der Flügel-Pronation und -Supination
in BIONA report 1 p.61-77
ed.:Nachtigall,W.;Fischer, Stuttgart,(1983)

Popov,A.V.; Shuvalov,V.F.; Svetlogorskaya,I.D.; Markovich,A.M.
Acoustic behaviour and auditory system in insects
in:Symposium Mechanoreception(Ed.Schwartzkopff,J.)
Abh.Rhein.Westf.Acad.Wiss.53:281-306(1974)

Ragge,D.R.
The wing-venation of the Orthoptera Saltatoria
London: British Museum, 1955 (Natural History)

Rakshpal,R.
Sound-producing organs and mechanism of song protection in field crickets of the genus Acheta fabricius (Orthoptera, Gryllidae)
Can.J.Zool. 38:499-507(1960)

Regen,J.
Neue Beobachtung über die Stridulationsorgane der Saltatoren Orthopteren
Separat-Abdruck aus den Arbeiten der Zoolog.Institute
Tom. XIV,Heft 3, Wien 1903

Regen,J.
Ueber die Anlockung des Weibchens von Gryllus campestris L. durch telefonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens
Pflügers Arch.ges.Physiol 155:193-200(1913)

Schildberger,K.
Temporal selectivity of identified auditory neurons in the cricket brain
J.comp.Physiol. 155:171-185(1984)

Spurr,A.R.
A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy
J.Ultrastruct.Res. 26:31-43 (1969)

Stärk,A.A.
Untersuchungen am Lautorgan einiger Grillen- und Laubheuschreckenarten, zugleich ein Beitrag zum Rechts-Links-Problem
Zool.Jahrb.Anat. 77:9-50(1958)

Steinbrecht,R.A.
Chemo-, Hygro-, and Thermoreceptors
in: Biology of the integument; 1 invertebrates
Eds. Bereiter-Hahn,J.; Matoltsy,A.G.; Richards,K.S.
Springer, Berlin, 1984

Stout,J.F.; De Haan,C.H.; McGhee,R.W.
Attractiveness of the male Acheta domesticus calling song to female
I. Dependence on each of the calling song features
J.comp.Physiol. 153:509-521(1983)

Thorson,J; Weber,T; Huber,F.
Auditory behavior of the cricket
II Simplicity of calling-song recognition in Gryllus and anomalous phonotaxis at abnormal carrier frequencies
J.comp.Physiol. 146:361-378(1982)

Tyrer,N.M., Gregory,G.E.
A guide to the neuroanatomy of locust suboesophageal and thoracic ganglia
Phil.Trans.R.Soc.Lond.B 297:91-123(1982)

Voss,F.
Über den Thorax von Gryllus domesticus, mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung
I das Skelett; Z.f.wiss.Zool. 78:268-354(1905)
II die Muskulatur; Z.f.wiss.Zool. 78:355-521(1905)
III die Mechanik; Z.f.wiss.Zool. 78:643-759(1905)

Weber,T.
Elektrophysiologische Untersuchungen zur Entwicklung und zum Verlauf von Verhaltensweisen bei Gryllus campestris L.
Dissertation Universität Köln, 1974

Weber,T; Thorson,J; Huber,F.
Auditory behavior of the cricket
I Dynamics of compensated walking and discrimination paradigms of the Kramer treadmill
J.comp.Physiol.141:215-232(1981)

Wendler,G; Heukamp,U.
Convergence on sensory and motor level in insects: 167-177
in: Multimodal Convergences in sensory systems
ed: Horn, E.
Fischer: Stuttgart, 1983

Wendler,G.
The influence of proprioceptive feedback on locust coordination
J.comp.Physiol. 88:173-200(1974)

Wiedenmann,G.; Loher,W.
Circadian control of singing in crickets: two different pacemakers fo carly-evening and before-dawn activity
J.Insect Physiol. 30(2):145-151(1984)

Wilson,D.M.
The central nervous control of flight in a locust
J.exp.Biol. 38:471-490(1961)

L E B E N S L A U F

Persönliche Daten:

Name:	Karl-Heinz Schäffner
Eltern:	Karlheinz, Martin Schäffner
	Elfriede Schäffner, geb. Fleig
Geburtsdatum:	28.12. 1953
Geburtsort:	Heidelberg

Ausbildung:

1961 - 1964	Grundschule St.Markus in Trier
1964 - 1974	Hindenburg Gymnasium Trier
1974	Reifeprüfung
1974 - 1980	Universität Kaiserslautern
	Biologie Diplom (Nebenfach: Mathematik)
	Diplomhauptprüfung (1979) in den Fächern:
	Cytologie, Botanik, Humanbiologie und Mathematik
Juni 1980	Diplom
Juli 1980	Doktorand am Max-Planck-Institut für
	Verhaltensphysiologie, Seewiesen, Abt.: Huber
Nov. 1984	Abgabe der Dissertation
Nov. 1984	Wissenschaftlicher Mitarbeiter in der
	vorklinischen Forschung der Schering AG, Berlin
29.Jan.1985	Promotionsprüfung
seit	
Feb. 1985	Wissenschaftlicher Mitarbeiter in der
	Abt.: Vergleichende Neurobiologie der
	Universität Ulm